

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**  
**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**



**TESIS DOCTORAL**

**Ecología de las rapaces de un ecosistema mediterráneo de  
montaña : aproximación a su estructura comunitaria**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR  
PRESENTADA POR

**José Pablo Veiga**

DIRECTOR:

**Francisco Bernis Madrazo**

**Madrid, 2015**

TP  
1985  
148

José Pablo Veiga Relea



x-53-011199-2

**ECOLOGIA DE LAS RAPACES DE UN ECOSISTEMA MEDITERRANEO DE MONTAÑA.**  
**APROXIMACION A SU ESTRUCTURA COMUNITARIA**



**ARCEIVO**

Departamento de Zoología  
Facultad de Ciencias Biológicas  
Universidad Complutense de Madrid  
1985

Colección Tesis Doctorales. Nº

148/85

© José Pablo Veiga Relea

Edita e imprime la Editorial de la Universidad  
Complutense de Madrid. Servicio de Reprografía  
Noviciado, 3 28015 Madrid  
Madrid, 1985

Xerox 9400 X 721

Depósito Legal: M- 32968-1985

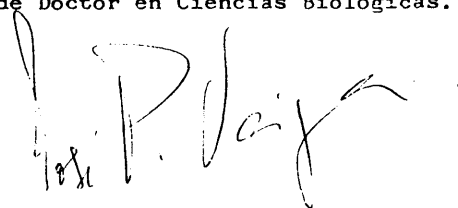


BIBLIOTECA

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE BIOLOGIA

ECOLOGIA DE LAS RAPACES DE UN ECOSISTEMA MEDITERRANEO DE MONTAÑA.  
APROXIMACION A SU ESTRUCTURA COMUNITARIA.

Trabajo presentado por José Pablo  
Veiga Relea para optar al grado  
de Doctor en Ciencias Biológicas.



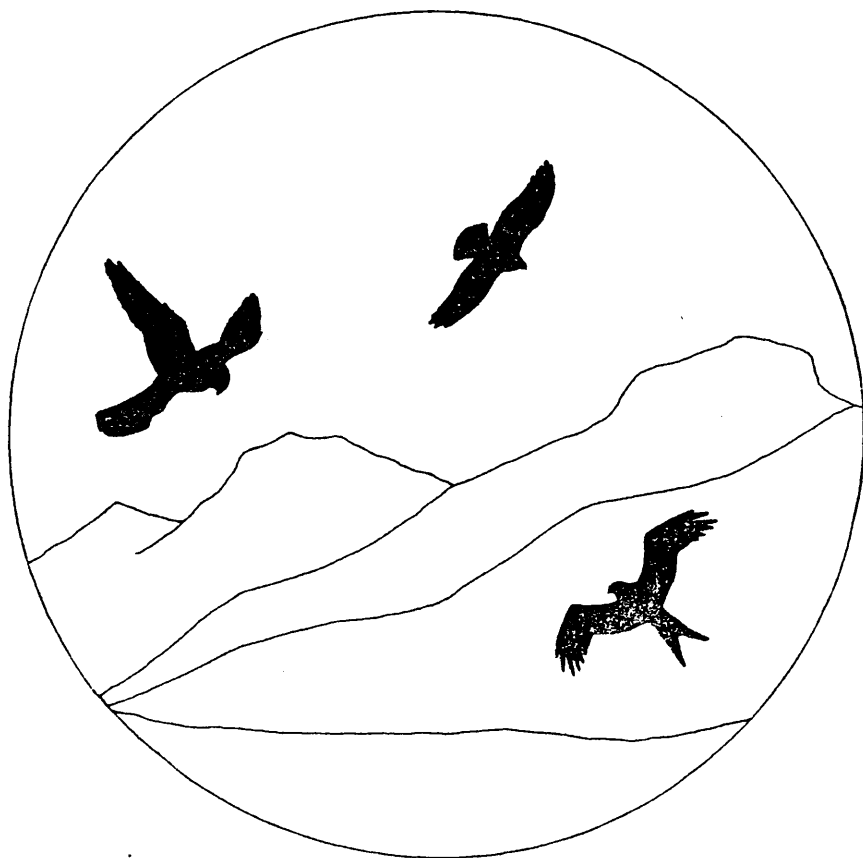
Director: Dr. Francisco Bernis  
Madrazo, Catedrático de Zoología  
de Vertebrados de la Universidad  
Complutense de Madrid.





ECOLOGIA DE LAS RAPACES DE UN ECOSISTEMA MEDITERRANEO DE MONTAÑA.  
APROXIMACION A SU ESTRUCTURA COMUNITARIA.

José P. Veiga





## INDICE

AGRADECIMIENTOS	1
1. INTRODUCCION	3
2. EL AREA DE ESTUDIO: RASGOS FISIOGRAFICOS, CLIMATICOS Y GEOBOTANICOS	7
3. PRESENTACION DE LA COMUNIDAD	14
3.1. EL PROBLEMA DEL ACOTAMIENTO DE LA COMUNIDAD	14
3.2. ESPECIES INTEGRANTES: DENSIDAD Y DOMINANCIA	17
3.3. RELACIONES ENTRE DENSIDAD Y TERRITORIALIDAD	21
3.4. EVOLUCION TEMPORAL	38
4. ECOLOGIA ALIMENTARIA	41
4.1. METODOS DE ESTUDIO	41
4.2. ESPECTRO ALIMENTARIO POR ESPECIES Y FORMA DE UTILI- ZACION DE LOS RECURSOS TROFICOS POR LA COMUNIDAD	43
4.3. VARIACION INTRAANUAL	62
4.3.1. El caso de Asio otus	63
4.3.2. El caso de Falco tinnunculus	71
4.3.3. Discusión	78
4.4. INFLUENCIA DE LA CEBADA DE LOS POLLOS EN LA ECOLOGIA ALIMENTARIA DE FALCO TINNUNCULUS	87
4.4.1. Dieta del padre y del pollo durante el periodo de cebada	88
4.4.2. Cambios en la selección de presa	92
4.4.3. Variación de la diversidad trófica y del peso promedial de la presa con la edad y el número de la pollada	99
4.4.4. Discusión	107



4.5: VARIACION INTERANUAL	111
4.5.1. Los casos de Asio otus y Tyto alba	111
4.5.2. El caso de Falco tinnunculus	120
4.5.3. Variación de los efectivos poblacionales de los predadores y de su rendimiento reproductor	122
4.5.4. Discusión	131
5. CRECIMIENTO DE LOS POLLOS EN FALCO TINNUNCULUS	136
5.1. MODELO DE CRECIMIENTO Y CONSUMO DE ALIMENTO	136
5.2. CRECIMIENTO DIARIO Y PESO ASINTOTICO SEGUN POLLADAS	146
5.3. DIFERENCIAS ENTRE LOS MODELOS DE CRECIMIENTO DE CER- NICALOS ESPAÑÓLES Y CENTROEUROPEOS	155
5.4. DISCUSION	159
6. DISTRIBUCION DE LOS RECURSOS ECOLOGICOS ENTRE LOS MIEM- BROS DE LA COMUNIDAD	164
6.1. CONSIDERACIONES METODOLOGICAS Y TRATAMIENTO DE LOS DATOS	165
6.2. HABITAT	167
6.2.1. Distribución altitudinal	167
6.2.2. Hábitat de nidificación	173
6.2.3. Hábitat de caza	179
6.3. TECNICA DE CAZA	190
6.4. ALIMENTO	200
6.5. RELACIONES ENTRE LAS DIMENSIONES DEL NICHÓ	204
6.6. DISCUSION	221
6.7. LA COMUNIDAD DE ESTRIGIFORMES	227
7. CONSIDERACIONES FINALES	231
8. BIBLIOGRAFIA	237
APENDICES	250

## AGRADECIMIENTOS

Cuando después de varios años de estudio de un fragmento de la biocenosis del Guadarrama, sierra a la que me une un profundo sentimiento de afectividad, ya que ha sido el escenario en el que se despertó mi atracción hacia la naturaleza y posteriormente suelo de mis primeros pasos como biólogo, el agradecimiento desde estas líneas a todas aquellas personas que han hecho posible la conclusión del trabajo que ha continuación se expone es una enorme satisfacción.

Quiero ante todo mencionar a mis padres, que nunca trataron de desviar mis inclinaciones hacia el estudio de la Biología, y cuyo apoyo y comprensión me han permitido llegar hasta el punto en el que ahora me encuentro. Difícil es que pueda agradecerles con algo más que palabras todo lo que han hecho por mí.

Mi sincera gratitud al profesor Bernis, que en todo momento ha puesto a mi disposición tanto su conocimiento y experiencia en el campo de la Biología, orientándome primero y criticando posteriormente lo escrito, como los medios materiales y el apoyo económico que me han posibilitado llegar a la conclusión de este trabajo.

Mi grato recuerdo para los que me acompañaron en las salidas al campo: José Luis, Tito, Carlos, Amparo, Javier, Paco, Pablo y sobre todo mi hermano Angel Luis; en los últimos dos años, cuando las circunstancias me obligaron a trabajar frecuentemente en solitario, he aprendido a valorar en todo lo que valió su compañía durante las primeras fases del estudio.

No puedo tampoco olvidarme de todas aquellas gentes de campo con las que he tenido contacto en mis estancias por el Guadarrama. De la mayoría no he llegado ni siquiera a saber su nombre, pero he aprendido muchas cosas de ellos, no sólo sobre animales, sino ade-

más sobre una forma distinta de entender la vida y sentir la Naturaleza.

Jesús Izco, Arturo Morales, José Luis López Gordo, José Miguel Rey, Fernando Hiraldo, Cristina Carro y Antonio Franco - perdón si he olvidado a alguien - me han asesorado en diferentes aspectos de sus respectivas competencias.

Mis compañeros en la Cátedra de Vertebrados de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid.-Aurora, Encarna, Javier, Carlos, Lali, Jesús, Paloma, Benigno, Pablo, Telle, Tomás, Quico, Armando, Manolo, Gloria, Paloma, Juan Antonio, Raúl, Angeles, Ramón, Dori, Carlos, Vicente, Paco, Marta.- han creado a mi alrededor el clima de trabajo, camaradería y entusiasmo sin el cual me hubiera sido muy difícil vencer las innumerables dificultades, las menos de las veces de índole científico, a las que un biólogo se enfrenta cada día en este país.

Gracias a todos porque me habéis hecho posible conocer mejor y sentir por ello con más intensidad una Naturaleza sin la que no puedo vivir.

## 1. INTRODUCCION

En sentido estricto, una comunidad es el conjunto de todos los organismos que viven en un área determinada. Sobre dicha comunidad actúan una serie de mecanismos que regulan las interdependencias entre sus miembros y conducen a una estructura que puede entenderse como el conjunto de características surgido de las mismas, tales como densidad y diversidad de especies, flujo de energía, estructura trófica y estabilidad comunitaria (Odum, 1972; Pianka, 1973). La dificultad que supone el desemmarañar la compleja trama de interacciones que liga a organismos que pueden ser tan diferentes como un colémbolo y un Aguila Imperial - por referirnos sólo a una escala de tamaños - es obvia. Por consiguiente, la delimitación de un grupo más o menos homogéneo de seres vivos que permita la aplicación de una metodología unitaria se ha hecho necesaria en todos los estudios que han abordado el tema de los mecanismos que rigen la coexistencia animal. Habitualmente se ha seguido para ello un criterio taxonómico y así se han definido "comunidades" de Aves, Reptiles, Artrópodos, etc. o de grupos aún más reducidos tales como Paseriformes, Saurios, etc. (véase por ejemplo, MacArthur y MacArthur, 1961; Cody, 1968, 1974; Pianka, 1973, 1974; Herrera, 1977; Torres Esquivias, 1981; etc.). En nuestro caso, el acotamiento de la comunidad ha surgido de un criterio mixto taxonómico y ecológico, ya que hemos considerado dos taxones bastante alejados filogenéticamente, pero que comparten unas determinadas características en cuanto al alimento del que dependen y a la forma en que lo obtienen. Por otro lado, la fusión de Falconiformes y Estrigiformes para formar un grupo de consumidores secundarios, relativamente homogéneo y bien diferenciado ecológicamente de otros grupos animales, ya fuese en vistas a estudiar su estructura comunitaria u otros aspectos biológicos, no es una idea original (véase Craig-

head y Craighead, 1956; Bergman, 1961; Grossman y Hamlet, 1964; Geroudet, 1965; Thiollay, 1968; Hagen, 1969; Linkola y Myllymaki, 1969; Amores, 1979; etc.).

Las dificultades que lleva implícitas un estudio comunitario en un grupo animal integrado por poblaciones nunca abundantes y cuyos miembros poseen además una extraordinaria movilidad ha motivado sin duda que los trabajos al respecto sean muy escasos. La general regresión de los predadores alados en los últimos decenios como consecuencia de causas diversas ha añadido una traba adicional a las que podríamos considerar inherentes a este tipo de estudios. Fuera de nuestras fronteras merecen destacarse la investigación pionera de Craighead y Craighead (1956) sobre Rapaces de Norteamérica y los diversos trabajos de Thiollay en Centroeuropa (1968) y en áreas de los continentes africano y americano (1975a, 1975b, 1976, 1977, 1978, 1980). En España, los trabajos sobre comunidades de Rapaces se reducen a los de Valverde (1967) y Amores (1979), desarrollados ambos en medios típicamente mediterráneos.

Nuestro estudio, como los últimos citados, ha tenido como marco un área con una climatología mediterránea, aunque francamente atemperada por la elevada altitud media que la caracteriza. En este sentido, conviene destacar que la variación de este parámetro determina una sucesión de climas, desde el típico mediterráneo en las zonas de pie de sierra hasta el alpino en las áreas cacuminales de la cordillera. Estos hechos confieren a la región en la que hemos desarrollado nuestras actividades unas características que en cierta medida integran los atributos de los ecosistemas definidos por formaciones de Durilignosa, Aestilignosa y Aciculilignosa, respectivamente, los cuales se distribuyen en bandas o pisos altitudinales (Rivas, 1963; Costa, 1975). La variabilidad climática comentada incide no sólo sobre la vegetación sino también sobre la fauna, determinando la convivencia de especies típicas del

área corológica mediterránea - Lacerta lepida, Podarcis hispanica, Hieraetus pennatus, Merops apiaster, Oryctolagus cuniculus, Pitymys duodecimcostatus, etc. - con otras características de ambientes templados eurosiberianos - Lacerta schreiberi, Podarcis muralis, Cyanosilvia svecica, Saxicola rubetra, Microtus arvalis, Microtus nivalis, etc. -.

A la heterogeneidad natural vegetal y faunística se suma el acentuado efecto de mosaico creado por la intensa transformación que esta sierra ha sufrido por acción del hombre, especialmente en los últimos cincuenta años. Este hecho debe haber introducido profundas modificaciones en el ecosistema clímax que sin duda han alterado sustancialmente toda la estructura de la comunidad animal primitiva. No obstante, el estudio de los mecanismos que de forma fundamental determinan la abundancia, composición e interacciones entre las especies que en la actualidad integran la comunidad de Rapaces del Guadarrama debe poder contribuir al menos a esbozar de qué forma la transformación del entorno ha incidido en su conformación original y a predecir, dentro de un aceptable margen de error, el efecto sobre la misma a medio y largo plazo de las intensas modificaciones ambientales derivadas de la actual explotación de esta sierra.

El presente trabajo consta de dos partes bien diferenciadas: en la primera, la comunidad es estudiada desde un punto de vista autoecológico, haciéndose hincapié en los aspectos tróficos, densidad y territorialidad. Dos especies, Falco tinnunculus y Asio otus, pertenecientes a cada uno de los dos taxones incluidos bajo el término "Rapaces" han servido como testigos para investigar la influencia sobre ellas de diversos factores - ceba y desarrollo de los polluelos, distribución intraanual y variación interanual de la disponibilidad de alimento - y extraer algunas conclusiones acerca de su ecología, a fin de discutir el posible efecto sobre el conjunto co-

munitario de los rasgos más conspicuos del medio estudiado.

La segunda parte, de carácter sinecológico, aborda el tema de las relaciones interespecíficas entre los miembros de la comunidad y trata de dilucidar qué parámetros principales influyen en la regulación de su convivencia. La forma y medida en que cada uno de ellos opera y su efecto combinado sobre la conformación de la comunidad han sido los propósitos iniciales, seguramente excesivamente ambiciosos, de esta parte del estudio.

"Concluido" el trabajo, no tenemos más remedio que aceptar el hecho de que lo que en principio era la meta del mismo no es sino el punto de partida de toda una serie de complejos problemas biológicos no resueltos, y que los datos mostrados y conclusiones alcanzadas no son más que un boceto de unos procesos que estamos aún muy lejos de conocer en profundidad. Hecha esta salvedad, ahí van los resultados obtenidos que confío contribuyan en algo a un mejor conocimiento y salvaguarda de este interesante grupo zoológico-ecológico.

## 2. EL AREA DE ESTUDIO: RASGOS FISIOGRAFICOS, CLIMATICOS Y GEOBOTANICOS

La región en la que hemos estudiado nuestra comunidad de Rapaces es propiamente la Sierra de Guadarrama, entendiendo como tal las tierras por encima de los 1000 metros s.n.m. que se extienden desde el puerto de La Lancha, en el límite entre las provincias de Avila y Segovia, hasta el puerto de Navafría, entre las de Madrid y la segunda de las anteriores. Dentro de esta amplia extensión de terreno, nuestras actividades se centraron en cuatro áreas a las que nos referiremos más adelante como "áreas restringidas".

Desde un punto de vista geológico, el Guadarrama se caracteriza por haber conducido la erosión a formas redondeadas que sólo en las zonas más altas, donde el glaciario ejerció un efecto muy marcado, dejan lugar a otras de tipo anguloso con fracturas de canto vivo. Las rocas pertenecen a los gneis y granitos bien del estrato cristalino, bien plutónicas. En los valles existen sustratos sedimentarios silúricos, cretácicos, oligocenos, miocenos, pliocenos o cuaternarios.

Climatológicamente, quizás el rasgo más destacable de esta sierra sea la sucesión de varios tipos de climas, desde el mediterráneo de las áreas basales al frío de las cumbres. Este hecho, al que ya nos hemos referido en la introducción, determina una zonación de la vegetación que debe incidir decisivamente sobre las comunidades animales que pueblan la cordillera. Pese a que a partir de una cierta altitud las características climáticas del área de estudio la hacen en muchos aspectos faunísticos y florísticos muy similar a regiones de latitudes más altas, la influencia mediterránea se deja sentir a cualquier nivel. Dicha influencia, que se traduce por un periodo de sequía veraniega con altas temperaturas, está tanto más atenuado y se presenta con mayor irregularidad con-



forme avanzamos hacia cotas más elevadas.

Según Rivas Martínez (1963) y Bellot (1978), hay una dependencia entre los tipos de suelos de esta sierra y los dominios climáticos que se suceden al avanzar en altitud. El dominio del Quercion rotundifoliae, que alcanza los 1200 metros s.n.m., se caracteriza por suelos de tipo tierra parda meridional, en tanto la tierra parda centroeuropea es propia del dominio climático del Quercion pyrenaicae, que ocupa el estrato altitudinal siguiente, hasta los 1700 metros s.n.m. El dominio del Genistion purgantis, que incluye los pinares (Junipero-Sarothamnetum sub-as pinetosum) y los matorrales de enebros (Junipero-Sarothamnetum sub-as typicum), se asienta sobre suelos Ranker (tangel y pardo). Los pastos cacuminales, incluidos en el dominio climático del Minuartio-Festucion indigisteae, aparecen por encima de los 2100 metros s.n.m. sobre suelos del tipo Ranker mulliforme alpino y tierras pardas de césped alpino.

Otras comunidades que constituyen clímax edáficas o que son etapas seriales de las clímax climáticas a las que nos acabamos de referir tienen una gran importancia en la configuración fisionómica del Guadarrama. Entre las comunidades arbóreas merecen destacarse las arboledas de fresnos y olmos (alianza Alno-Ulmion), que crecen en las orillas de los cursos de agua hasta el dominio climático del Quercion pyrenaicae, inclusive; los bosques de fresnos y robles (Fraxino-Quercion pyrenaicae), que se desarrollan en zonas de humedad por precipitaciones y exceso de humedad edáfica en el dominio del Quercion rotundifoliae y los sabinares de Juniperus thu-rifera, que se presentan sobre suelos ácidos por encima de los 1200 metros s.n.m.

Entre las comunidades herbáceas más extendidas merecen mencionarse: los prados de siega, incluidos por Bellot (1978) en la alianza Cynosurion cristati - crecen en zonas con nivel freático

elevado sólo en la época de lluvias y corresponden al grado de Quercus pyrenaica -, las comunidades de claros de bosque de Pinus silvestris (alianza Linarion niveae) y los pastizales de alpe o cervunales (alianza Campanulo-Nardion), que aparecen por encima de los 1500 metros s.n.m.

Además de los matorrales de enebros y retamas, que constituyen clímax en una estrecha faja altitudinal, por debajo de ella otras comunidades fruticosas que representan etapas de sustitución de formaciones forestales ocupan grandes extensiones en esta sierra. La mayoría de estas comunidades se integran en la Clase Cisto-Lavanduletea y su fisionomía es la de tomillares, cantuesares o jarales con diferente grado de predominio de biotipos camefíticos y fanerofíticos.

El límite inferior natural del pinar de Pinus silvestris está en gran medida desplazado por acción humana hasta altitudes próximas a los 1000 metros s.n.m. Este hecho determina que el robledal puro ocupe extensiones reducidas y muy localizadas, siendo las formaciones arbóreas más frecuentes en el piso del roble los bosques mixtos de coníferas y planifolios y los bosques, prácticamente monoespecíficos, de pinos. Por otro lado, las repoblaciones de pequeña y mediana extensión constituidas por Pinus pinaster, Pinus silvestris o Pinus pinea, o por mezcla de los tres, son relativamente frecuentes, sobre todo en la zona basal de la sierra.

A continuación describiremos las cuatro áreas restringidas en las que hemos trabajado con más intensidad, comenzando por la más inalterada, y por tanto aquella con una mayor importancia de las comunidades forestales, hasta la más degradada, en la que el predominio de las etapas seriales de matorral y pastizal sobre las comunidades arbóreas clímax es más acentuado.

Area 1: Se caracteriza básicamente por abarcar dos valles fluvia-

les, que corren aproximadamente en ángulo recto, y la cuerda que los separa, en la que se destacan cumbres por encima de los 2000 metros s.n.m. Por encima del piso del roble, la vegetación está próxima a la clímax; el pinar de Pinus silvestris, característico de estas zonas, ha sido artificialmente extendido a expensas del caducifolio y ocupa la zona baja de los valles. Escasos pies de Quercus pyrenaica repartidos entre los pinos son el único vestigio del primitivo robledal. La explotación maderera determina la presencia de zonas en las que el pinar está bastante aclarado, pero las superficies totalmente desarboladas, lo que podríamos llamar calveros, son escasas y ocupan en conjunto una reducida superficie. En resumidas cuentas, la fisionomía dominante en esta área es la de un bosque de pinos muy denso. Sólo en las zonas más bajas de la superficie abarcada se abren grandes claros en el dosel forestal, que se cubren sobre todo con un estrato de matorral bastante denso.

La influencia antropógena no es aquí excesiva en lo que respecta a las explotaciones tradicionales - madera y ganadería - , pero el excursionismo y la construcción de chalets y carreteras forestales se ha visto intensificada de forma muy acusada en los últimos años.

Area 2: Incluye un valle fluvial, en el que se ha construido un embalse de tamaño medio, y las laderas de una cuerda montañosa. La cota más elevada ronda los 1800 metros s.n.m. El pinar, aunque ocupa una buena extensión, tiene menor importancia, como formación boscosa, que en el área precedente. Su límite inferior está muy desplazado, de forma que por debajo de los 1300 metros, aproximadamente, se forman bosques mixtos de Pinus silvestris y Quercus pyrenaica, merced a la agresión continua del caducifolio por el hombre, que dificulta enormemente su recuperación. Debido a esto, es frecuente en los claros del bosque un matorral muy denso constituido por los brotes es-

toloníferos del melojo.

El encinar, más o menos denso, ocupa extensas áreas y en exposiciones adecuadas llega a alcanzar los 1400 metros s.n.m. Esto determina que en ciertos enclaves se formen bosques mixtos compuestos por Quercus rotundifolia, Quercus pyrenaica y Pinus silvestris, con una gran importancia para la nidificación de varias de las especies de la comunidad de Rapaces. Existen en esta área algunos enclaves con un alto nivel freático durante todo el año, en los que crecen arboledas de olmos y fresnos (Alno-Ulmion) o de robles y fresnos (Fraxino-Quercion pyrenaicae).

La extensión relativa ocupada en esta área por las diferentes comunidades arbóreas descritas es menor que en la precedente. Las zonas cubiertas por matorral más o menos denso y alto y por pastizales se extienden principalmente por las partes de menor altitud de la parcela. Además los calveros del bosque son amplios y en conjunto ocupan una superficie considerable.

La influencia humana sobre esta área se limita a una explotación ganadera moderada y a una explotación forestal equiparable en intensidad a la del área anterior. El excursionismo no es aquí excesivo y la presencia de dos pueblos pequeños y varios kilómetros de carretera bastante concurridos, dentro de los límites abarcados, no determina a nuestro juicio efectos intensos sobre la biocenosis.

Area 3: Incluye parte de un valle fluvial muy llano y las cumbres que coronan sus dos vertientes. La altitud media del valle es de unos 1300 metros s.n.m. y la cota más elevada alcanza los 1642.

Las formaciones arbóreas naturales son escasas y ocupan una reducida superficie. Sólo algunas choperas y una mancha formada por Quercus rotundifolia y Quercus pyrenaica interrumpen la monotonía de un paisaje caracterizado básicamente por prados de siega (Cynosurion cristati) en el fondo del valle y piornales (Cytision purg

gantis) en las laderas y zonas cacuminales. En los regatos que bajan desde las zonas altas crecen majuelos (Crataegus monogyna) y saúcos (Sambucus nigra), que no llegan a formar sotos.

Desde el punto de vista de la comunidad de Rapaces es interesante mencionar la presencia de varios pinares repoblados constituidos por Pinus pinaster y Pinus silvestris, con extensión, densidad y porte muy variables, los cuales configuran distintos hábitats de nidificación y en definitiva diferentes posibilidades de elección del punto de cría.

El área, pese a estar alejada varios kilómetros de las zonas pobladas más cercanas, recibe influencias de éstas en forma de visitantes ocasionales, tráfico rodado moderado y desechos del consumo humano que a diario son vertidos en un basurero de reciente creación. Por lo demás, la zona es casi exclusivamente ganadera, soportando una explotación relativamente intensa.

Area 4: Se sitúa en la falda de una cuerda de cumbres con altitudes que van de los 1500 a los 1600 metros s.n.m. Fisionómicamente es muy similar a la anterior, pero la superficie relativa arbórea es todavía más reducida. En los arroyuelos que bajan de las zonas altas se forman algunos sotos de sauces (Salix spp). Escasos chopos y olmos muy dispersos son los únicos vestigios del Alno-Ulmion que antaño debía tener mayor importancia. Varias repoblaciones de coníferas constituidas por Pinus silvestris, Pinus pinaster y Pinus pinea son las únicas formaciones arbóreas de consideración que permiten la nidificación de varias de las especies de Rapaces consideradas.

Los prados de siega, como en el área anterior, dan al paisaje su fisionomía. Los piornales son prácticamente inexistentes, en tanto los matorrales camefíticos integrados por Thymus spp, Lavandula pedunculata y Cistus spp (Clase Cisto-Lavanduletea) ocupan extensio

nes muy amplias, siendo en algunos puntos bastante densos.

La única explotación extensiva la constituye la ganadería, básicamente de vacuno. El excursionismo es aquí prácticamente nulo y la incidencia que varios pequeños pueblos y algunos kilómetros de carretera nacional causan en el entorno, poco importante.

### 3. PRESENTACION DE LA COMUNIDAD

#### 3.1. EL PROBLEMA DEL ACOTAMIENTO DE LA COMUNIDAD

A la hora de caracterizar una comunidad biótica, el problema capital es quizás el de su delimitación espacial. Dado que los factores ambientales no cambian por lo general bruscamente sino de forma gradual a lo largo de gradientes más o menos acentuados, se ha discutido si la demarcación de este "continuo" para crear unidades discretas constituye una expresión adecuada de la comunidad. No obstante y de acuerdo con Margalef (1974), no existen grandes diferencias entre la adopción de un sistema de descripción de gradientes y otro de delimitación de tipos de comunidades, estando la elección determinada en gran medida por las características del ecosistema en cuestión. El último procedimiento viene sugerido allí donde un acusado mosaico ambiental hace más natural establecer límites que definir gradientes de variación. El marco de nuestro estudio, en vivo contraste con el entorno circundante de las tierras de la meseta, induce a utilizar este método de trabajo.

Surge entonces el problema de la delimitación de la superficie del área de estudio, ya que es necesario que todas las especies con trascendencia en la estructuración y dinamismo de la comunidad estén presentes en la misma. Entramos por consiguiente en el tema de la delimitación de lo que en Ecología se ha denominado "área mínima" y que en la práctica es de difícil solución (véase Margalef, 1974). El problema se agudiza si, como en nuestro caso, las especies implicadas tienen una gran movilidad y un área de influencia muy amplia. El compromiso entre la necesidad de fijar un área con la mayor extensión posible, a fin de que la visión de la comunidad sea fiel, y la disminución del rendimiento a medida que dicha extensión se eleva es crucial para el establecimiento de la superficie

que ha de constituir la muestra espacial de la comunidad a estudiar.

Habitualmente, la delimitación práctica del área mínima se ha llevado a cabo analizando la variación de algún parámetro de la comunidad conforme se añaden múltiplos de la superficie inicial de muestreo. Normalmente, la diferencia entre un valor cualquiera y el precedente decrece a medida que se incrementa la extensión muestreada, de manera que cualquier función de este tipo adopta la forma de una curva asintótica. La estabilización del parámetro considerado sería entonces indicativa de que se habría alcanzado la superficie en la cual estaría representada la comunidad en cuestión (véase la discusión que sobre el particular hace Margalef, 1974).

En nuestro caso, cada área restringida se ha subdividido de forma que se obtuviesen subáreas con una superficie similar (aproximadamente 35 Kms. cuadrados), calculándose en cada una de ellas el número de especies nidificantes y su diversidad. Además estos mismos parámetros se han calculado conforme las áreas eran acumuladas según un gradiente de disminución de la cobertura arbórea (figura 1). El valor de ambos parámetros aumenta desde las áreas con mayor cobertura hasta aquellas con una forestación intermedia. A partir de un cierto valor en el gradiente de aclaramiento del dosel forestal, el número de especies decrece ligeramente, en tanto la diversidad lo hace de forma más acusada. El número de especies acumuladas se estabiliza aproximadamente al ser alcanzados los 200 Kms. cuadrados de superficie de muestreo, es decir, a partir de este valor no se añade ninguna especie nueva a la comunidad. La curva de diversidad se estabiliza aproximadamente en el mismo punto, pero por encima del mismo se nota una reducción del valor del parámetro; nótese que esto acontece en unidades con una bajísima cobertura arbórea, hecho a nuestro entender sugerente de que constituyen zonas de transición hacia comunidades distintas.



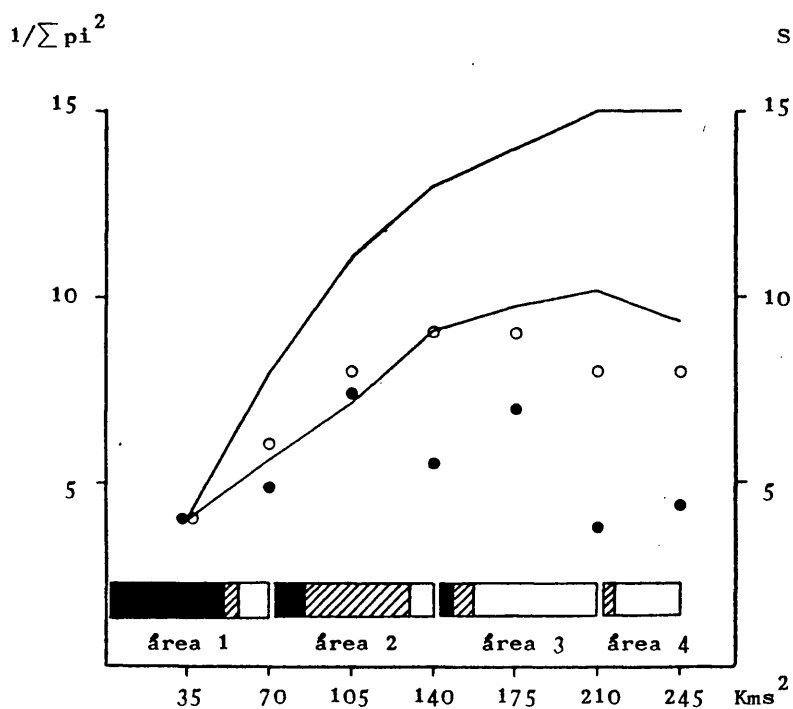


Figura 1: Curvas acumuladas de riqueza de especies - S - (en trazo grueso) y diversidad de especies -  $1/\sum p_i^2$  - (en trazo fino). Los círculos blancos y negros expresan, respectivamente, los valores de los mismos parámetros en cada una de las áreas testigo; nótese que las áreas 1, 2 y 3 han sido divididas cada una en dos subáreas a efectos de cálculo. Se expresa convencionalmente la extensión relativa de los grados de cobertura arbórea establecidos; negro: >40%, rayado: entre 10 y 40%, blanco: <10%. Véase el texto.

En realidad, el área considerada aglutina una serie de biotopos o hábitats muy diferentes fisionómicamente - desde cerrados pinares hasta praderías de explotación ganadera-, que podrían entenderse como ecosistemas independientes en cierta medida y por tanto con comunidades diferentes. Con otra perspectiva, dicha área ofrece una relativa homogeneidad ecológica y contrasta acusadamente con los ambientes submontanos, caracterizados por el predominio del paisaje cerealista. Considerando la comunidad que nos atañe, integrada por especies muy móviles y cuya selección de los biotopos de caza está más cercana al "grano fino" (en el sentido con que utiliza el concepto Wiens, 1976), pensamos que el mosaico de hábitats que el área de estudio reúne debe entenderse como un único ecosistema. No obstante, conviene reconocer en él un gradiente de cobertura de la vegetación, que debe constituir el principal factor determinante de la no total homogeneidad de la comunidad. Las áreas completamente deforestadas, que aparecen conforme nos aproximamos a altitudes submontanas, deben ser consideradas, como sugiere la curva de diversidad acumulada, zonas de contacto con la comunidad o comunidades propias de las regiones situadas en los alrededores de la cordillera.

### 3.2. ESPECIES INTEGRANTES: DENSIDAD Y DOMINANCIA

Al inventariar las especies que constituyen la comunidad hay que distinguir entre las que nidifican en el área de estudio, y que por tanto son fundamentales en el funcionamiento de la misma, y aquellas que sólo están presentes en ella de forma ocasional, ya sea durante los pasos migratorios o como consecuencia de visitas esporádicas, las cuales ejercen una influencia temporal y débil sobre su estructuración y dinámica.

En la tabla 1 se presentan los números absolutos de parejas nidificantes de las especies que se reproducen en los 240 Kms. cuadra

TABLA 1

Número de parejas de las especies nidificantes en los 245 Kms<sup>2</sup> censados - las cifras expuestas son promedios entre los valores mínimo y máximo de los diferentes años abarcados - y porcentajes correspondientes en función del número, biomasa y metabolismo de mantenimiento del total de los individuos de la comunidad.

---

	<u>nº parejas</u>	<u>% números</u>	<u>% biomasa</u>	<u>% metabolismo</u>
Milvus migrans (Mm)	8	10.95	14.91	14.16
Milvus milvus (Mm')	3	4.10	6.97	6.08
Circus gallicus (Cg)	1.5	2.05	5.73	4.13
Accipiter gentilis (Ag)	2.5	3.42	5.34	4.81
Buteo buteo (Bb)	9.5	13.01	18.13	17.06
Aquila heliaca (Ah)	2	2.73	13.50	7.85
Hieraaetus pennatus (Hp)	7.5	10.27	14.21	13.41
Accipiter nisus (An)	1	1.36	0.45	0.76
Falco subbuteo (Fs)	1	1.36	0.47	0.77
Falco tinnunculus (Pt)	15.5	21.23	7.46	12.12
Falco naumanni (Fn)	4	5.47	1.36	2.55
Tyto alba (Ta)	3.5	4.79	2.63	3.57
Asio otus (Ao)	4.5	6.16	2.79	4.09
Strix aluco (Sa)	3	4.10	3.07	3.69
Athene noctua (An')	6.5	8.90	2.91	4.88

---

dos cubiertos, así como los porcentajes correspondientes a cada una de ellas con respecto al total de los individuos censados en la susodicha superficie, expresados en función de su número, biomasa y metabolismo de mantenimiento (este último parámetro se ha cuantificado mediante la fórmula propuesta por Kendeigh, 1970, preferible a nuestro juicio a las basadas en mediciones del metabolismo estandar; véase por ejemplo Lasiewski y Dawson, 1967). De acuerdo con Odum (1972) ni los números ni la biomasa constituyen un buen criterio para comparar el papel funcional de poblaciones que difieren ampliamente en las relaciones de tamaño y metabolismo, en tanto la corriente de energía proporciona un índice más apropiado para comparar los componentes de un ecosistema. En el caso de nuestra comunidad, en cuya composición se advierte el hecho al que acabamos de referirnos, los números tenderían a infravalorar la importancia de las especies grandes como Aquila heliaca, mientras que la biomasa tendería a supervalorarlas y lo contrario sucedería con las especies más pequeñas como Falco tinnunculus o Athene noctua, por ejemplo. El cálculo del metabolismo de mantenimiento de las distintas poblaciones implicadas constituye una aproximación a la medida del flujo de energía a través de la comunidad y proporciona por ello la visión más correcta del grado en que el predominio ecológico está distribuido entre las mismas.

La comunidad se compone de seis especies dominantes (metabolismo superior al 5% del total) y siete especies influyentes (metabolismo entre el 2.5 y el 5%), aunque una de ellas - Accipiter gentilis - quizás debiera incluirse en el primer grupo, ya que su baja detectabilidad hace suponer que su densidad real y por tanto su grado de dominancia están algo infravalorados. Sólomente dos especies nidificantes deben ser consideradas como recesivas y por ello poco definitorias de la comunidad en estudio; son éstas, Falco subbuteo y Accipiter nisus. Sus bajísimas densidades y pequeño tamaño

determinan una débil influencia en los mecanismos internos de estructuración. Conviene también destacar el hecho de que ninguna de las cuatro especies de Estrigiformes integradas en la comunidad alcanzan la categoría de dominantes, sin embargo su incidencia global como grupo homogéneo, sobre todo desde un punto de vista trófico, es importante (16.13% del metabolismo de mantenimiento total).

Además de las especies nidificantes ya citadas, hay otras que pueden ser observadas en la región que nos concierne, bien accidentalmente, bien durante los periodos de migración. En general, durante dichos periodos se nota la adición a la comunidad de efectivos más o menos numerosos de la mayor parte de las especies nidificantes, tanto más acusada cuanto más migradora es la población en cuestión. Este efecto es por ejemplo muy notorio en Falco subbuteo o Buteo buteo, y más a lo largo de la migración postnupcial que durante la prenupcial. La incidencia de esta adición de individuos a la comunidad es demasiado corta en el tiempo para conllevar una reestructuración de la misma, como sucede por ejemplo allí donde este fenómeno tiene una mayor entidad tanto en el tiempo como en el número de individuos implicado (véase por ejemplo Thiollay, 1975). Si debe ser interesante la sustitución de una comunidad estival por otra invernal, hecho ya apuntado por Valverde (1967), pero esta problemática queda fuera de los propósitos de este trabajo.

Sólamente una especie de hábitos no migradores y no incluida en nuestra lista de especies nidificantes en las áreas testigo ha sido vista con alguna frecuencia en ellas; nos referimos a Aquila chrysaetos, especie cuya vasta área de influencia (Besson, 1964; Brown y Watson, 1964; Brown y Amadon, 1968; McGahan, 1968; Brown, 1969; Glutz et al., 1971; Cramp y Simmons, 1979) hace posible su observación a largas distancias de los puntos de nidificación. Hemos tenido noticias de una pareja que al parecer ha nidificado cerca de una de nuestras áreas restringidas; no obstante consideramos

al Aguila Real como una especie poco representativa, al menos en la actualidad, de nuestra comunidad de montaña. Hay pocos sitios apropiados para la nidificación de esta especie dentro de los límites geográficos que hemos abarcado, aunque no es descartable la posibilidad de que en el pasado fuera más abundante aún a costa de situar sus nidos sobre árboles (Bernis, 1974 y referencias de los lugareños).

Otras dos especies, esta vez migradoras - Circus pygargus y Pernis apivorus - , pueden ser vistas con relativa frecuencia, sobre todo en el paso de otoño. Individuos pertenecientes a la primera de ellas se ven incluso durante la primavera avanzada y el verano, aunque siempre en reducidísimo número, tratándose de aves jóvenes que ocupan temporalmente la zona. El Halcón Abejero no es raro en paso e incluso existen referencias de su nidificación en la vertiente Sur de la Sierra (Paz et al., 1978).

### 3.3. RELACIONES ENTRE DENSIDAD Y TERRITORIALIDAD

Ya desde Howard (véase Lack, 1954) se ha visto en el comportamiento territorial de las aves una forma de regulación de la población (Hinde, 1956 y referencias allí contenidas), sin embargo el hecho dista mucho de estar aclarado y posiblemente no sea generalizable a todas las situaciones (Lack, 1954; Hinde, 1956; Murton y Westwood, 1977). Las múltiples formas de estructuración territorial que se presentan en las aves (Nice, en Odum, 1972) constituyen un hecho que no debe ser ajeno a esta problemática. Más acuerdo hay en lo que respecta a la influencia de la disponibilidad de alimento en el tamaño de los territorios, ya sea en función de los requerimientos energéticos de los adultos o de éstos y sus pollos (Lack, 1954; Hinde, 1956; Stenger, 1958; Honer, 1963; Lack, 1968; Schoener, 1971). No obstante, debe admitirse la existencia de un límite para la reducción de la extensión territorial, determinada por condicio-

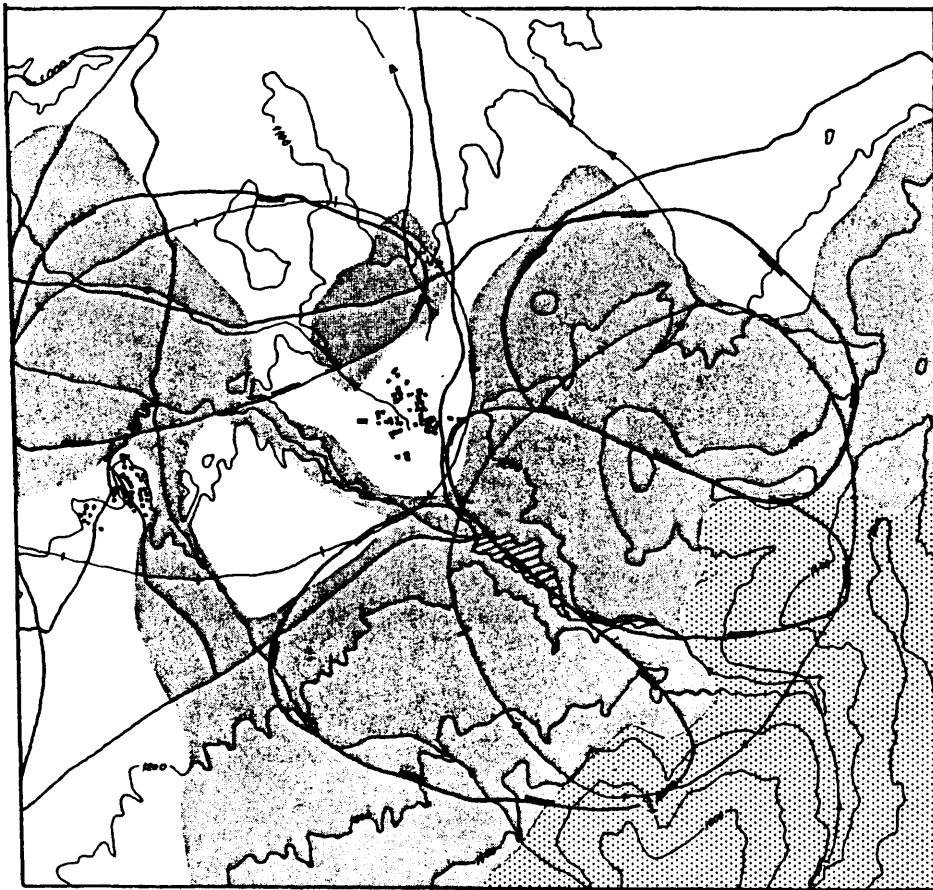
nantes etológicos (Gibb, 1956; MacCartan y Simmons, 1956), y que aboga en favor de un efecto de este parámetro en la densidad de población.

Consiguientemente, el modelo territorial intraespecífico de cada una de las poblaciones que integran la comunidad y su conexión dentro de una posible red de relaciones interespecíficas actuando en conjunción con los factores ambientales tienen una importancia fundamental en la estructuración de la comunidad.

Nuestro método básico de estudio ha sido el mapeo de los contactos individuales sobre cartas 1/50000 y la anotación de todas aquellas conductas que ofreciesen información sobre la extensión y límites territoriales (ataques a otros individuos, desplazamientos largos, vuelos nupciales, observaciones simultáneas de maniobras de marcaje territorial, etc.). Este método ha sido sobre todo útil en especies con un comportamiento territorial acusado, ya fuese sobre toda la superficie del área de influencia de cada pareja - Buteo buteo - o sólo en las proximidades del nido - Hieraetus pennatus -.

En las figuras 2a y 2b puede notarse que los territorios adoptan una forma más o menos elíptica, pudiéndose entonces calcular su superficie mediante la aplicación de la fórmula de una elipse cuyos ejes mayor y menor son medidos sobre el contorno dibujado. Aclaremos que hemos entendido como "territorio" el área de influencia de una determinada pareja reproductora, concepto que coincide con el "home range" sajón y que dependiendo de la especie considerada será íntegra o sólo parcialmente defendido contra conespecíficos.

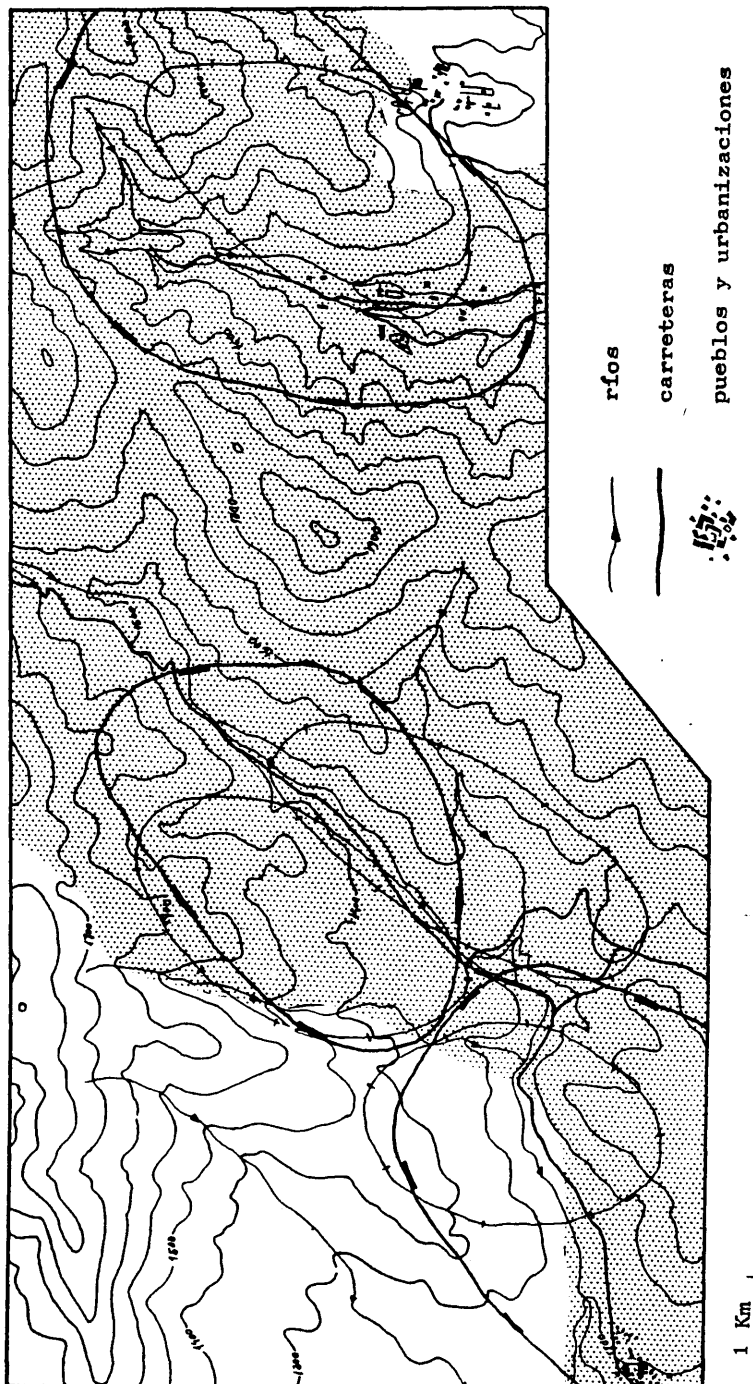
En aquellos casos en los que únicamente una reducida área alrededor del nido era defendida, produciéndose entonces con frecuencia distribuciones contagiosas de nidos (se ha registrado esta circunstancia en Milvus migrans, Falco tinnunculus y Falco naumanni), el reconocimiento de territorios individuales no ha sido



1 Km

Figuras 2a y 2b(página siguiente): Territorios de Buteo buteo ——— y Hieraaetus pennatus —+—. Se representan las curvas de nivel cada 100 metros, los pueblos, ríos, carreteras principales y formaciones vegetales dominantes; punteado: pinar, en gris: encinar con robles y pinos, en blanco: pastizal.





posible. En estas circunstancias hemos debido contentarnos con la delimitación de un área de influencia alrededor del núcleo de nidos del conjunto de parejas vecinas.

Cuando la extensión de los territorios era excepcionalmente grande (como sucede en Aquila heliaca, Circus gallicus y, en menor medida, en las dos especies de Milvus), el procedimiento descrito da unos resultados mediocres, ya que se produce entonces una reducción y dispersión de los contactos que hacen difícil el reconocimiento de los límites. Se ha utilizado un sistema alternativo consistente en registrar la distancia máxima a la que un individuo fue visto de su nido y medir la extensión de su territorio a partir de ella. Hemos definido para ello un territorio mínimo -  $T_m$  -, en el que dicha distancia sería el diámetro de un hipotético territorio circular en el que el nido estaría situado idealmente en un borde. El territorio máximo -  $T_M$  - sería el calculado utilizando la susodicha distancia como radio, es decir, el nido se situaría en este caso en el centro del círculo resultante (véase la figura 3).

En líneas generales, hay una buena correlación entre los valores que toma la superficie del territorio real - medida en nueve casos en los que los límites pudieron ser determinados con precisión - y los de  $T_m$  correspondientes (figura 4). No obstante, los valores que proporciona el cálculo del territorio mínimo están casi siempre por debajo de los obtenidos mediante el mapeo de contactos, sin embargo el error cometido no es demasiado alto (tabla 2). Además, la magnitud de dicho error puede depender en parte de la especie considerada, seguramente en función de las diferentes formas que adopta el territorio. Por consiguiente, hay que hacer la salvedad de que la aseveración de la extensión territorial mediante el cálculo de  $T_m$  en especies distintas de las tres en las que se ha comprobado la bondad del parámetro puede salirse del margen de error obtenido en los cálculos para los que han servido de testigos estas

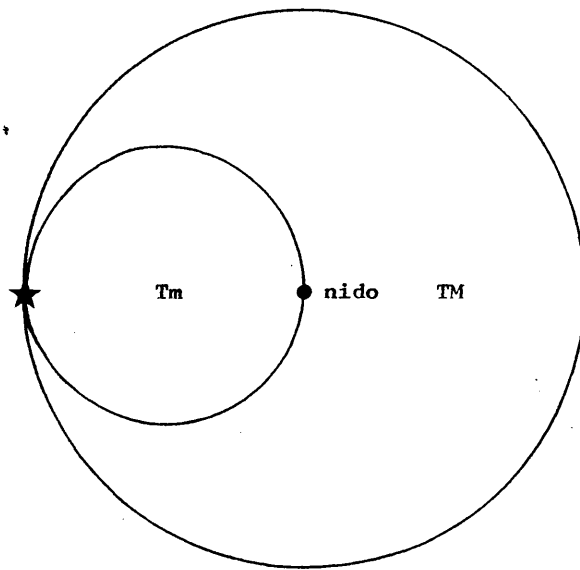


Figura 3: Representación esquemática del significado del territorio máximo - TM - y del territorio mínimo - Tm - en relación a las localizaciones relativas del nido y de la observación más lejana a éste de un individuo presumiblemente propietario del mismo (estrella). Véase el texto.

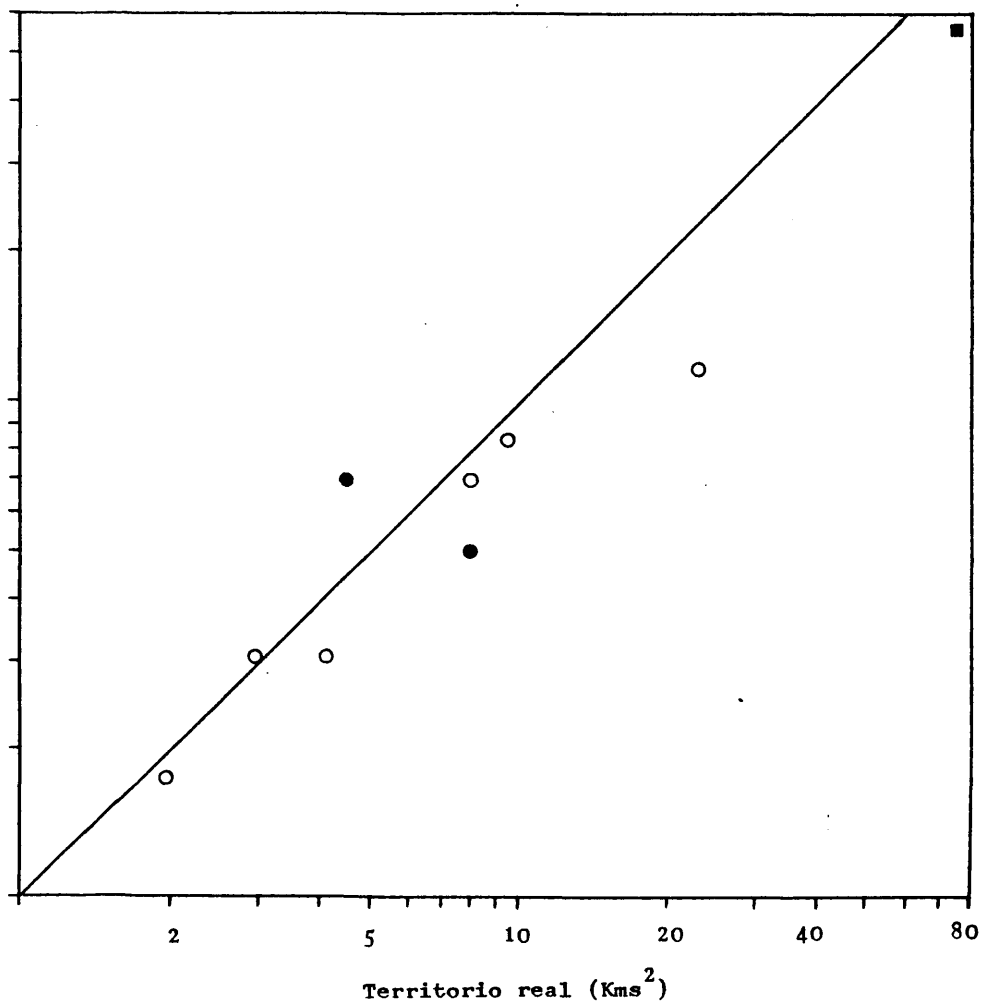


Figura 4: Relación entre la superficie del territorio real y del territorio mínimo (Tm). ○ *H. pennatus*, ● *B. buteo*, ■ *A. heliaca*. La línea representa una correlación teórica perfecta.

últimas.

La media aritmética entre  $T_m$  y  $T_M$  adquiere un valor siempre por encima del real, siendo el error cometido mediante el cálculo de dicho parámetro muy superior al anterior (tabla 2). Obviamente entonces,  $T_M$  proporciona valores que en todos los casos quedan muy lejos de los observados, lo que sugiere que el nido no se sitúa en el centro del territorio como norma general.

En la tabla 3 se dan los valores medios de  $T_m$  y  $T_m + T_M/2$ , así como los radios correspondientes, en cada una de las Falconiformes de la comunidad. Igualmente se especifica el valor medio del territorio real en aquellas especies en las que ha podido determinarse con precisión. En general, puede observarse también ahora una buena aproximación entre los valores promedio de  $T_m$  y los del territorio real correspondientes.

Seguidamente hacemos una descripción de las características más sobresalientes de las tendencias territoriales observadas en las especies dominantes de la comunidad.

#### Milvus migrans

La distribución de sus nidos en el área de estudio es claramente contagiosa, circunstancia habitual en esta especie (Glutz et al., 1971; Fernández Cruz, 1973; Delibes, 1975; Cramp y Simmons, 1979), aunque hemos controlado también alguna pareja nidificando solitaria. El número de nidos en las agregaciones ha oscilado entre dos y cinco y las distancias entre ellos no han sido nunca inferiores a los 50 metros ni superiores a los 200, lo que se ajusta a la generalidad de los datos referidos por diferentes autores (véanse referencias en Glutz et al., 1971 y Cramp y Simmons, 1979).

Consecuencia inmediata de este tipo de estructuración territorial es la compartición del área de alimentación entre las parejas que nidifican próximas entre sí. Los Milanos Negros llegan a alejarse hasta 6 kilómetros del nido en busca del alimento, lo cual

TABLA 2

Superficie del territorio real (en nueve casos en los que se midió con precisión) y valores correspondientes de territorio mínimo ( $T_m$ ) y territorio medio ( $T_m+TM/2$ ). Se expresa además el error cometido en cada caso y en conjunto como porcentaje del valor de la superficie del territorio real. Véase el texto.

	Territorio real (Kms <sup>2</sup> )	$T_m$ (Kms <sup>2</sup> )	% error	$T_m+TM/2$ (Kms <sup>2</sup> )	% error
B. buteo	4.40	7.06	60.45	17.66	301.36
	8.16	4.90	39.95	12.26	50.24
H. pennatus	1.94	1.76	9.27	4.41	127.31
	2.92	3.14	7.53	7.85	168.83
	4.09	3.14	23.22	7.85	91.93
	7.85	7.06	10.06	17.86	127.51
	9.42	8.24	12.52	20.70	119.74
	23.56	12.56	46.68	31.40	33.27
A. heliaca	76.77	56.74	<u>26.09</u>	141.86	<u>84.78</u>
		$\bar{X}= 26.19$		$\bar{X}= 122.77$	

TABLA 3

Valores de superficie (en  $\text{Kms}^2$ ) del territorio mínimo ( $T_m$ ) y del territorio medio ( $T_m+T_M/2$ ), y de los radios correspondientes, calculados para las especies de Falconiformes de la comunidad. Se dan además los valores medios del territorio real en tres especies en las que se midió con precisión.

---

	superficie		superficie		superficie
	<u>mínima</u>	<u>radio</u>	<u>media</u>	<u>radio</u>	<u>real media</u>
Milvus migrans	28.27	2.99	70.68	4.74	-
Milvus milvus	23.75	2.74	59.39	4.34	-
Circus gallicus	122.71	6.24	306.79	9.88	-
Accipiter gentilis	1.76	0.74	4.41	1.18	-
Buteo buteo	11.21	1.88	28.04	2.98	8.99
Aquila heliaca	56.74	4.24	141.86	6.71	76.77
Hieraeetus pennatus	8.24	1.61	20.71	2.56	7.59
Falco tinnunculus	0.50	0.39	1.25	0.63	-
Falco naumanni	0.19	0.24	0.48	0.39	-

---

determina que el área de influencia de una agrupación de parejas nidificantes sea muy extensa. No obstante se nota una cierta tendencia a la concentración de los individuos en vuelo de prospección en puntos de abundante alimento (basureros, pueblos, carreteras, etc.).

#### Milvus milvus

Las diferentes parejas crían muy separadas entre sí; la distancia menor registrada entre dos nidos ha sido de 7 kilómetros. Los territorios se superponen muy poco o nada, seguramente como consecuencia de la baja densidad de población de esta especie en el Guadarrama, hecho que contrasta con lo señalado por otros autores que han estudiado al Milano Real en el Paleártico Occidental, en el sentido de una marcada compartición de las áreas de caza (Walter Davies y Davies, 1973; Cramp y Simmons, 1979). Además nunca hemos podido comprobar la explotación por parte de miembros de parejas diferentes de áreas especialmente favorables para estas aves (basureros, alrededores de pueblos, etc.), hecho en cambio frecuente en Milvus migrans, como ya se ha señalado.

#### Buteo buteo

De las especies que componen nuestra comunidad es la que posee un comportamiento territorial más exacerbado. La totalidad del área de influencia de la pareja es defendida contra invasores de su misma especie, siendo los enfrentamientos muy violentos. El grado de intensidad de esta defensa decrece no obstante con la distancia al nido, de forma que en las áreas más alejadas de éste puede darse una cierta superposición de los territorios. Además, conforme la extensión de estos últimos se hace mayor, las dificultades para la vigilancia de sus lindes aumentan y es entonces posible una cierta compartición de los cazaderos, aunque nunca tan acusada como la señalada por algunos autores (Thiollay, 1967; Cramp y Simmons, 1979).



Consideramos, además, que este hecho no es indicativo de la tolerancia de individuos ajenos a los reproductores dentro de los límites de su territorio.

La extensión territorial de esta especie es en promedio similar a la registrada en otras zonas europeas (véase Thiollay, 1967; Cramp y Simmons, 1979), pero su densidad es considerablemente menor que la calculada en esas mismas zonas. Esta circunstancia tiene su explicación en el hecho de que la estima del primer parámetro ha estado básicamente determinada en nuestro caso por los valores obtenidos en las áreas de mayor densidad de población, donde los territorios son más pequeños. Por el contrario, el cálculo del segundo de dichos parámetros se ha efectuado sobre la superficie total del área de estudio (240 Kms. cuadrados), gran parte de la cual posee unos bajísimos efectivos de la especie en cuestión. No obstante, incluso en las áreas de máxima densidad no llegan a alcanzarse las cifras dadas por otros autores. Consiguientemente, a igualdad de extensión territorial, las mayores densidades notadas en otras zonas europeas parecen explicar la más alta superposición de las áreas de influencia que, como ya hemos mencionado, se observa en ellas.

#### Aquila heliaca

La baja densidad de población que esta especie tiene en el Guadarrama y la gran extensión que tienen los territorios de las diferentes parejas (véanse los datos que dan Valverde, 1960; Brown y Amadon, 1968; Glutz et al., 1971 y Cramp y Simmons, 1979 para otros puntos del área de distribución de la especie) hacen difícil precisar los rasgos de su comportamiento territorial, ya que la probabilidad de encuentros entre individuos es muy baja y más baja aún la de que sean detectados por un observador. No obstante, pensamos que esta reducida densidad de población no puede ser tomada como efecto de un comportamiento territorial intransigente que tendería

a mantener muy alejadas entre sí a las diferentes parejas; las causas son sin duda complejas y no hacen ahora al caso, pero, aunque su actuación es negativa sobre el todo poblacional, su incidencia a nivel individual es seguramente positiva al permitir la relajación de posibles tensiones territoriales.

#### Hieraetus pennatus

En esta especie, sólo una zona con un radio de algunos cientos de metros en torno al nido es defendida. El área de influencia delimitable considerando la densidad de los contactos sobre el mapa es abandonada con cierta frecuencia por los miembros de la pareja que la configura, de lo que resulta una cierta imprecisión de los límites del territorio trazado por este procedimiento. Por consiguiente, allí donde la densidad de Aguilas Calzadas es más alta, la superposición de las áreas de caza de las parejas próximas es mayor. Nótese que este modelo de estructuración espacial de los territorios según su tamaño y densidad de población es opuesto al que caracteriza a Buteo buteo y aparentemente es consecuencia de los diferentes comportamientos territoriales que se presentan en ambas especies. En Hieraetus, los enfrentamientos intraespecíficos son muy rituales y carentes de la espectacularidad que poseen los de Buteo.

#### Falco tinnunculus

El modelo de comportamiento territorial es bastante parecido al de H. pennatus, desde el momento en que sólo es defendida una pequeña porción del territorio, en la que se sitúa el nido (lo mismo afirma Cavé, 1968). La distancia mínima registrada entre dos nidos ha sido de 40 metros. La superposición de las áreas de alimentación de parejas vecinas, relativa a la superficie total del territorio, es mayor que en el Aguila Calzada. Es frecuente encontrar en este falcónido concentraciones de nidos separados por po-

cas decenas de metros, circunstancia que parece frecuente en otros puntos de su área de distribución (Glutz et al., 1971; Frost, 1972; Simms, 1973; Young, 1973; Cramp y Simmons, 1979); la mayor densidad registrada por nosotros ha sido de seis parejas en 25 hectáreas. No obstante, las escaramuzas entre parejas próximas parecen indicar que dichas agrupaciones deben verse, más que como efecto de unas tendencias gregarias, como una consecuencia de la escasez de lugares de nidificación apropiados para la especie en puntos que, por otra parte, poseen recursos alimenticios abundantes (Ferguson-Lees, 1972; Cramp y Simmons, 1979). La elevada frecuencia de ocurrencia de nidos separados varios kilómetros de los de las parejas más cercanas apoya la validez de la argumentación precedente.

El comportamiento territorial interespecífico se estructura en general según un orden de tamaños, de manera que una determinada especie no tolera en su territorio a aquellas con un peso superior. Así se han observado ataques de Falco tinnunculus y Falco subbuteo a Buteo buteo, Hieraetus pennatus, Milvus spp. y Aquila heliaca, así como de Buteo buteo y Hieraetus pennatus a Aquila heliaca. El mismo carácter de tolerancia o intransigencia de que hace gala una determinada rapaz con sus conespecíficos se manifiesta en esta red de relaciones interespecíficas. De cualquier forma, dicho comportamiento territorial - no entramos en consideraciones sobre el significado etológico - no evita la superposición de las áreas de caza y tampoco la de las áreas de nidificación defendidas contra individuos de la misma especie.

El estudio de los comportamientos territoriales de Buteo buteo y Hieraetus pennatus, especies en las que más se ha podido incidir sobre este aspecto de la biología de las Falconiformes, nos ha permitido notar algunas características sobresalientes de las relaciones entre la estructuración espacial del territorio y los rasgos

más destacados de la vegetación y de la topografía del terreno. La variación de la extensión del territorio con la estructura y adecuación del hábitat ha sido señalada por diversos autores (Andrew, 1956; Gibb, 1956; MacCartan y Simmons, 1956). En el caso de las dos especies en cuestión, dicha extensión parece asociada al grado de cobertura arbórea; en H. pennatus se incrementa conforme disminuye la densidad de arbolado, en tanto en B. buteo la relación no es lineal. En esta última especie, la menor superficie corresponde a las áreas con cobertura intermedia; en los puntos muy boscosos y en zonas muy deforestadas la extensión territorial se eleva considerablemente (figura 5).

Hemos establecido la adecuación del hábitat a una determinada especie en función de las diferencias entre la estructura arbórea del mismo, definida según clases de cobertura, y el grado de selección que de dichas clases hace la especie en cuestión según la expresión:

$$AH = \sum |p_i - p_{ij}|$$

en la que  $p_i$  es la proporción de una clase de hábitat  $i$  existente en un área determinada y  $p_{ij}$  la proporción con que dicha clase es visitada por una especie  $j$  en el conjunto de todas las observaciones de caza. Los valores obtenidos se han tipificado a fin de que oscilen entre 0 y 1. Además han sido transformados de forma que cuanto más próximo a 0 se encuentre un determinado valor, menores serán las diferencias entre las características del hábitat de caza ideal y las del hábitat real de una zona y por tanto mayor será la adecuación de este último para la especie en cuestión.

Dado que la diferencia entre la superficie de los territorios de B. buteo y H. pennatus no es estadísticamente significativa ( $P < 0.1$ ; test de Mann-Whitney, dos colas), los valores para ambas

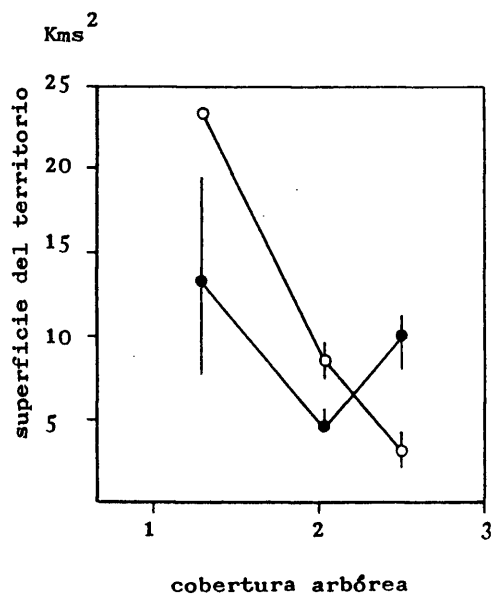


Figura 5: Relación entre la superficie del territorio y el grado de cobertura arbórea en *Hieraaetus pennatus* (○) y *Buteo buteo* (●). 1: 10%, 2: 10-40%, 3: 40%. Los puntos representan valores medios en tres áreas testigo; las líneas verticales unen los valores extremos de superficie medidos.

especies obtenidos en cada una de las áreas restringidas consideradas en el estudio de este aspecto de su biología se han incluido en un análisis de correlación entre este parámetro y la adecuación al hábitat (AH) (figura 6). El resultado es significativo ( $r_s = 1$ ;  $P < 0.01$ ; una cola) y la correlación parece ser ligeramente curvilineal, pudiéndose concluir entonces que conforme una determinada área se aparta de las características idóneas para el modelo de selección de hábitat de caza seguido por una especie, su territorio se amplía de forma proporcional a la pérdida de calidad de dicha área.

La abundancia de alimento actúa presumiblemente en combinación con la estructura del hábitat (patchiness) en la determinación de la tendencia que acabamos de señalar (MacArthur y Pianka, 1966). A medida que disminuye la cobertura arbórea se simplifica la estructura de la vegetación y seguramente se reduce la densidad de presas potenciales (siempre desde la perspectiva de las dos especies a las que nos estamos refiriendo). Pero además, la estructura de la vegetación está asociada al grado de dificultad para capturar las presas, de forma que en algunas áreas las parcelas propicias para desarrollar las actividades cazadoras están muy separadas entre sí o son muy pequeñas - esta problemática debe afectar por ejemplo a Buteo buteo allí donde la cobertura arbórea es muy densa -. Este hecho debe repercutir en un aumento del tiempo empleado en atravesar parcelas no explotables (traveling time) y subsiguientemente en una utilización menos selectiva de dichas parcelas (véase MacArthur y Pianka, 1966), lo que incide necesariamente en la ampliación de la superficie del territorio.

En las figuras 2a y 2b podría notarse una tendencia a que los territorios de Buteo buteo adoptasen una forma elíptica con un eje menor relativamente más corto cuanto más baja fuese su superficie. Además, señalaremos que los territorios se alargan desde las zonas

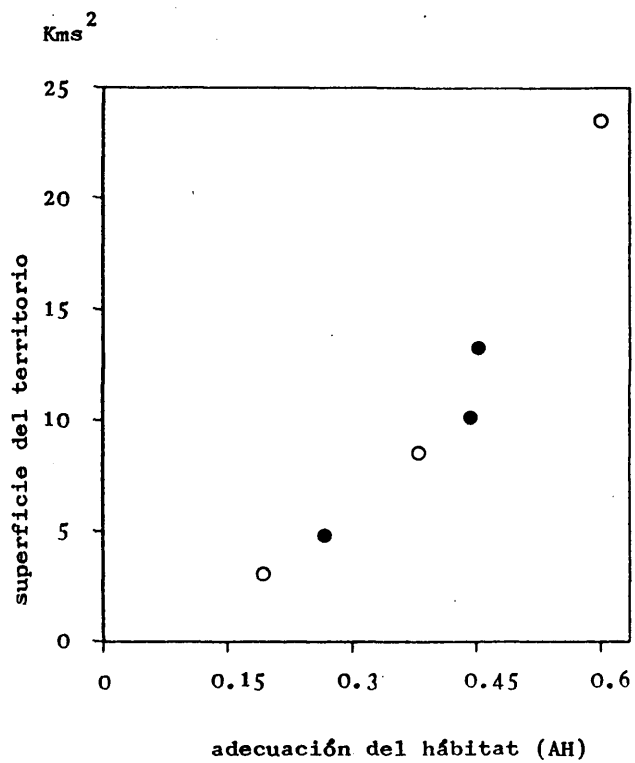


Figura 6: Relación entre la adecuación del hábitat - AH - y la superficie del territorio en tres de las áreas testigo. ● Buteo buteo, ○ Hieraaetus pennatus. El valor 0 del eje de abscisas representa una adecuación perfecta al hábitat. Véase el texto.

forestales hacia las áreas más desarboladas, hecho que parece determinado por una interacción entre las características fisiográficas del terreno y el modelo de comportamiento territorial de la especie. La explicación parece obvia si consideramos que en estos puntos, al ser inmediatos a los menos favorables para esta rapaz - densos pinares y praderías desarboladas -, las presiones territoriales son menores que en aquellos con unas características óptimas. En Hieráetus pennatus el fenómeno comentado no es perceptible, sin duda a causa de la relajación de tensiones territoriales que se deriva del comportamiento menos intransigente de esta pequeña águila.

#### 3.4. EVOLUCION TEMPORAL

Nuestra visión habitual de una comunidad de aves suele conllevar una cierta idea de estaticidad, ya que su descripción se suele realizar sobre un fragmento temporal, más o menos corto, del proceso dinámico consustancial a la misma. Aunque las dificultades metodológicas hacen casi siempre necesario dicho acotamiento, no por ello hemos de dejar de intentar una aproximación al conocimiento de los cambios estacionales e interanuales que tienen lugar en su composición y estructura. Con respecto a los primeros hay que decir que el ecosistema estudiado se caracteriza por poseer una comunidad de aves de presa que podríamos llamar de primavera-verano. Efectivamente, una gran mayoría de las poblaciones que nidifican aquí abandonan total o parcialmente la zona durante el otoño avanzado y la mayor parte del invierno, sin duda a causa de la adversa climatología en este periodo anual. Un ejemplo se muestra en la figura 7 con tres especies en las que se puede apreciar que la distribución de los contactos en franjas altitudinales varía considerablemente entre ambos periodos estacionales y traducen un hecho en cierto modo esperable: las tres especies implicadas muestran una clara ten-



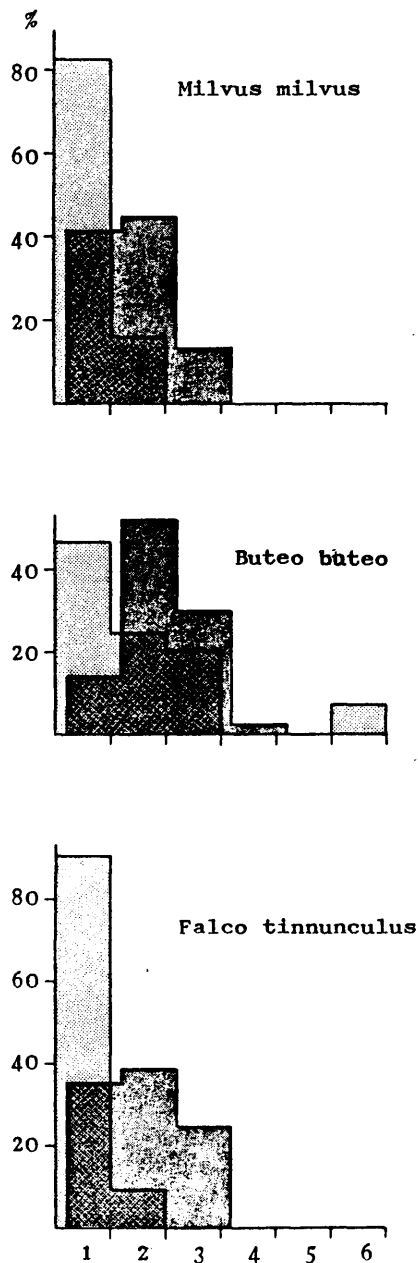


Figura 7 : Distribución de los contactos para tres especies en los periodos octubre-febrero (trama clara) y marzo-septiembre (trama oscura), según franjas altitudinales. 1: 1000-1200 metros s.n.m., 2: 1201-1400, 3: 1401-1600, 4: 1601-1800, 5: 1801-2000, 6: 2000. El histograma correspondiente al periodo marzo-septiembre se ha desplazado hacia la derecha para mayor claridad de la figura.

dencia a la ocupación durante la primavera y el verano de áreas más altas. En otoño e invierno una buena parte de sus poblaciones respectivas deben descender de la cota que constituye el nivel inferior de nuestra área de estudio. Sin pretender buscar en este hecho una justificación a la elección de la comunidad estival, no cabe duda de que durante el periodo invernal la simplificación de su composición debe conducir a mecanismos de estructuración mucho menos complejos y por tanto menos ilustrativos de la organización comunitaria.

Las variaciones anuales de los efectivos poblacionales y de la composición de la comunidad, muy características de los ecosistemas de altas latitudes (véase por ejemplo Hagen, 1969; Linkola y Myllymäki, 1969) y asociadas generalmente a ciclos regulares de abundancia de las presas básicas, sólo cobran un significado cuando se estudian a largo plazo. Cualquier investigación realizada en un lapso de tiempo de unos pocos años no podrá más que extraer una impresión general sobre dicha problemática. Dentro de este contexto, diremos que la mayor parte de las poblaciones que constituyen nuestra comunidad han mantenido una notable constancia de sus efectivos numéricos durante los años en los que se ha desarrollado el presente estudio. No obstante, a lo largo de su exposición se comentarán las oscilaciones notadas en determinadas poblaciones y se tratarán de relacionar con posibles ciclos de abundancia del ecosistema en cuestión.

#### 4. ECOLOGIA ALIMENTARIA

##### 4.1. METODOS DE ESTUDIO

A lo largo de todo el periodo de tiempo que abarca el presente estudio se han recogido todas aquellas egagrópilas y restos de presas encontrados en los nidos o en sus alrededores y bajo los posaderos utilizados por las rapaces integrantes de la comunidad. En algún caso se ha forzado a los pollos a regurgitar el contenido del buche a fin de obtener una visión precisa de su dieta. Con este mismo fin se han empleado un cierto número de horas en observación directa de varios nidos desde un "hide" (véase más adelante).

La cuantificación de las frecuencias relativas de presentación de los diferentes tipos-presa establecidos ha constituido la dificultad fundamental de cara a la caracterización del régimen alimenticio de una especie determinada. Esto es consecuencia de la diferente probabilidad de aparición en las egagrópilas o de ser detectado como "resto" que tiene un elemento-presa en función de una serie de atributos como son el peso, digestibilidad, características de las partes no aprovechables por el predador, etc. Aunque esta problemática afecta básicamente a las rapaces diurnas (véase por ejemplo Valverde, 1967), no está del todo ausente cuando de estudiar el régimen alimenticio de las Estrigiformes se trata (por ejemplo Southern, 1969).

Por lo que se refiere a los restos de presas, se encuentran con más frecuencia las de tamaño mayor, ya que normalmente tienen más porción desechable. A igualdad de tamaño, los restos de las aves son más fácilmente detectables a causa de la conspicuidad de las plumas frente a otros residuos queratínicos (pelo, escamas, etc.). El análisis de egagrópilas es entonces necesario para detectar aquellos elementos que a causa de su reducido tamaño no dejan ha-

bitualmente trazas en los nidos. Además, determinadas presas comidas por los adultos no son transportadas hasta el nido, como más adelante veremos, siendo por ello detectables únicamente en sus egagrópilas. Por otra parte, y a causa de la fuerte acción de los jugos digestivos de los miembros del grupo de las Falconiformes, no es habitual poder dar más que la presencia de un único elemento-presa en la egagrópila, cuando acaso el número ingerido por la rapaz había sido mayor. Una cuantificación relativamente precisa es en cambio factible en las Estrigiformes, pese a que parece inevitable un cierto sesgo de los resultados, cuya magnitud depende de la especie considerada (Raczynski y Ruprecht, 1974). Por otra parte, las capturas de un cierto tamaño pueden ser consumidas por varios individuos (padres y pollos normalmente), con lo cual un único elemento-presa puede ser contado como varios si se recoge un lote de egagrópilas perteneciente a una familia; este problema afecta poco al análisis de la dieta de las Estrigiformes, ya que el recuento de elementos-presa no se basa en datos de presencia por egagrópila, sino en la contabilización de determinadas estructuras anatómicas (cráneo, mandíbula, sinsacro, etc.). De cualquier forma, las circunstancias expuestas obran en diferentes sentidos y en cierta medida contrarestan recíprocamente los efectos de sesgo que tienden a introducir en los resultados.

Puntualizadas las a nuestro juicio principales fuentes de error de la metodología empleada, diremos que hemos optado por considerar cada presencia en una egagrópila de Falconiforme como una única presa, a menos que los elementos identificables permitiesen aseverar el número preciso. Las presas identificadas como "restos" se han sumado a las determinadas por el procedimiento al que acabamos de referirnos para obtener un global sobre el que se han calculado los porcentajes de cada grupo-presa en las distintas especies de la comunidad. Dicha alternativa se ha seguido en varios estudios sobre

rapaces diurnas (Delibes, 1975; Delibes et al., 1975; Amores, 1979), aunque en otros casos los resultados obtenidos mediante la identificación de los restos de presas, por un lado, y análisis de egagró-pilas, por otro, se han tratado separadamente (Valverde, 1967; Delibes, 1978).

La determinación del tamaño y/o edad de las presas tiene un doble interés de cara a definir el espectro de predación en función del peso de la presa y cuantificar el aporte biomásico de los diferentes grupos-presa establecidos según este u otro criterio. A las especies con un intervalo de variación del peso relativamente estrecho se les ha otorgado un valor promedial de acuerdo a datos propios y bibliográficos, en tanto para aquellas en las que dicho intervalo, desde los individuos jóvenes a los adultos, era relativamente amplio se han establecido varias clases a cada una de las cuales se les ha asignado un peso medio otra vez sobre la base de datos propios y bibliográficos.

#### 4.2. ESPECTRO ALIMENTARIO POR ESPECIES Y FORMA DE UTILIZACION DE LOS RECURSOS TROFICOS POR LA COMUNIDAD

En la tabla 4 se presentan los porcentajes con que los diferentes taxones considerados y la carroña están presentes en la dieta de las especies dominantes e influyentes de la comunidad, tanto en función del número de capturas como de su aporte biomásico. En la figura 8 se representan la distribución de frecuencias de captura - globalmente y en cada uno de los tres grupos de vertebrados que soportan energéticamente a la comunidad - y la proporción de biomasa aportada por las diferentes categorías ponderales fijadas, las cuales han sido establecidas asumiendo una distribución aproximadamente log. normal del peso de las presas en la naturaleza (Schoener, 1969; Hespenheide, 1971). Información detallada sobre los elementos-presa determinados se dan en el apéndice 1.

Composición de la dieta de las especies de la comunidad según frecuencias de captura y aporte de biomasa de los taxones considerados; se han incluido en el grupo "carroña" todos los restos de animales domésticos y aquellos en los que era evidente que el elemento-presa en cuestión no fue capturado vivo. Las presas correspondientes al intervalo noviembre-febrero no han sido tenidas en cuenta.

	M. migrans		M. milvus		A. gentilis		B. buteo		A. heliaca		H. pennatus	
	n	b	n	b	n	b	n	b	n	b	n	b
Mamíferos	10.29	25.42	16.33	48.04	15.38	39.23	28.30	53.13	46.87	74.37	41.58	60.84
Aves	20.58	46.72	13.46	39.02	74.03	59.13	11.94	17.77	46.87	24.35	36.63	24.85
Reptiles	17.64	22.56	6.59	8.14	3.84	1.54	33.96	27.53	4.16	1.09	21.78	14.30
Anfibios	-	-	2.00	0.88	-	-	1.88	0.79	-	-	-	-
Peces	-	-	0.28	0.03	-	-	-	-	-	-	-	-
Artrópodos	42.64	0.58	56.73	0.70	6.73	0.09	23.89	0.76	-	-	-	-
Carroña	8.82	4.70	4.58	3.14	-	-	-	-	2.08	0.17	-	-
Número de elementos-presa y biomasa aportada	136	12745	349	25412	104	19474	159	15780	96	56843	202	42816

TABLA 4 (Cont.)

	F. tinnunculus		F. naumanni		Tyto alba		Asio otus		Strix aluco		Athene noctua	
	n	b	n	b	n	b	n	b	n	b	n	b
Mamíferos	3.90	23.93	1.66	25.32	98.78	99.40	93.28	93.32	31.46	91.95	5.29	80.10
Aves	1.41	23.49	0.23	6.51	0.28	0.52	4.70	6.49	5.61	5.64	-	-
Reptiles	3.39	19.56	2.13	6.29	-	-	-	-	-	-	-	-
Anfibios	0.02	0.14	-	-	0.04	0.04	-	-	1.12	1.17	-	-
Peces	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Artrópodos	91.25	32.85	95.96	61.86	0.89	0.02	2.00	0.18	61.79	1.22	94.70	19.89
Carroña	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Número de elementos-presa y biomasa aportada	3889	16919	843	1382	2460	51456	6030	129090	89	2126	340	593

45

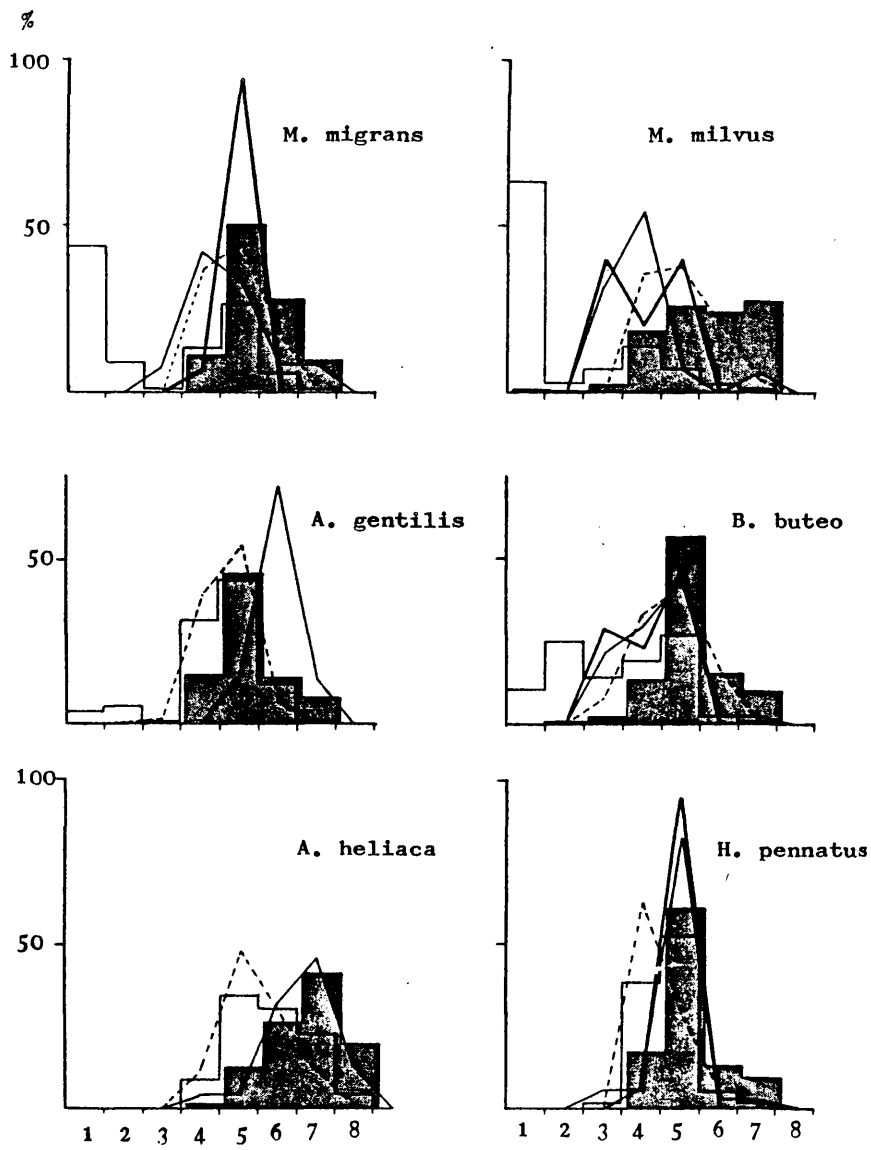
Figura 8: Distribución de frecuencias de captura (histograma blanco) y de aporte biomásico (histograma tramado) de las categorías ponderales establecidas. Se expresan también las frecuencias de captura de dichas categorías en cada uno de los tres grupos taxonómicos fundamentales como soporte energético de la comunidad; mamíferos: línea fina, aves: línea de puntos, reptiles: línea gruesa.

Categorías ponderales:

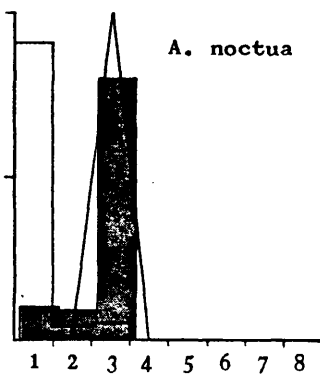
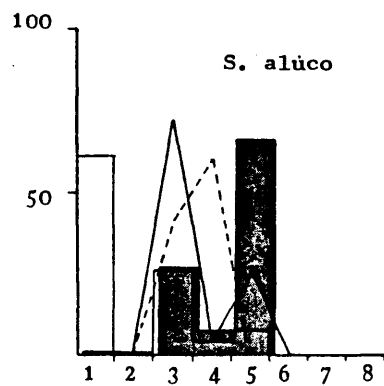
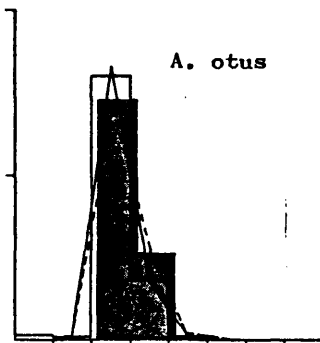
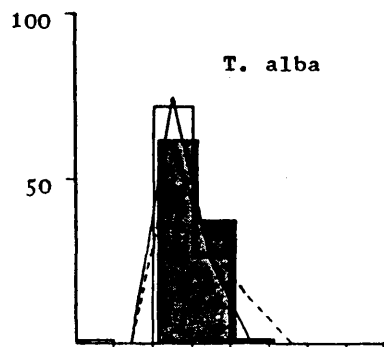
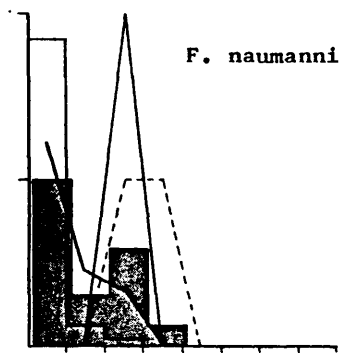
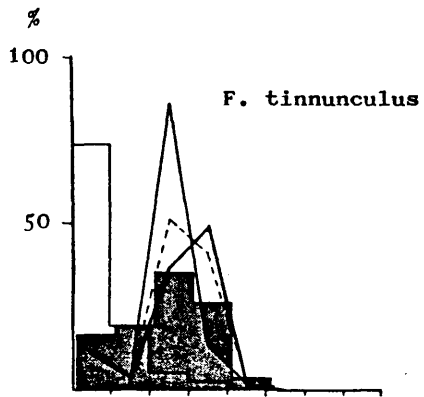
1. 0-3 gramos
2. 4-9 gramos
3. 10-27 gramos
4. 28-81 gramos
5. 82-243 gramos
6. 244-729 gramos
7. 730-2127 gramos
8.  $> 2187$  gramos

(Véanse las dos páginas siguientes)





47 bis



La diversidad trófica, utilizada habitualmente como estimador de la amplitud del nicho trófico (Hurtubia, 1973; Herrera, 1974) se ha cuantificado mediante la siguiente expresión basada en el índice de Simpson:

$$B = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$$

donde  $p_i$  es la proporción de los recursos de la clase  $i$ . Los valores que toma el índice varían entre 1 y  $n$ .

A causa de que el diferente número de muestra obtenido en las distintas especies podía actuar como un importante componente de variación de las proporciones de los grupos-presa peor representados en sus dietas respectivas, hemos entendido que la utilización de un índice sensible fundamentalmente a los cambios de aquellos taxones con una mayor importancia (Peet, 1974) era lo más adecuado a efectos comparativos. El índice se ha calculado para cada especie en función de taxones y de categorías de peso de la presa, y en ambos casos según frecuencias de captura y de aporte biomásico. Los parámetros así definidos se han designado abreviadamente de la siguiente forma:

BTN diversidad taxónica numérica

BTB diversidad taxónica biomásica

BPN diversidad ponderal numérica

BPB diversidad ponderal biomásica

Los valores de dichos parámetros en las especies de la comunidad se presentan en la tabla 5.

El grupo de las Estrigiformes aparece segregado del resto de las especies merced a los reducidos valores que toman en las primeras los parámetros descritos y que revelan una relativa especialización alimentaria, más acusada en lo que respecta a la caracte-

TABLA 5

Valores de los parámetros de diversidad trófica en las especies de la comunidad. Véase el texto.

---

	Pesos-presa		Taxones-presa	
	BPN	BPB	BTN	BTB
<i>Milvus migrans</i>	3.424	2.850	3.654	2.976
<i>Milvus milvus</i>	2.310	4.205	2.678	2.559
<i>Accipiter gentilis</i>	3.210	3.005	1.731	1.985
<i>Buteo buteo</i>	4.840	2.673	3.743	2.566
<i>Aquila heliaca</i>	3.718	3.467	2.265	1.632
<i>Hieraetus pennatus</i>	2.315	2.360	2.820	2.210
<i>Falco tinnunculus</i>	1.717	3.895	1.196	3.866
<i>Falco naumanni</i>	1.183	2.775	1.085	2.198
<i>Tyto alba</i>	1.663	1.912	1.024	1.012
<i>Asio otus</i>	1.491	1.670	1.145	1.142
<i>Atrix aluco</i>	2.256	1.988	2.066	1.177
<i>Athene noctua</i>	1.212	1.511	1.111	1.468

---

rización taxónica de las presas que a su tamaño. Las cuatro especies implicadas dependen energéticamente en gran medida de los mamíferos, aunque dos de ellas - Athene noctua y Strix aluco - depredan insistentemente sobre invertebrados. La gama de pesos de sus presas es también relativamente reducida, exhibiendo todas ellas una alta dependencia energética de las clases 3 y 4. Sólo Strix aluco, capaz de capturar conejos de reducido tamaño, hecho ya señalado en otros ecosistemas mediterráneos (López Gordo, 1973; López Gordo et al., 1977), recibe un importante aporte biomásico de la clase 5. El espectro de predación de esta especie en función de categorías ponderales es el más equilibrado de las cuatro que estamos ahora tratando.

En las rapaces diurnas la diversidad trófica es notablemente mayor. Sólomente los valores de BTN y BPN en los dos cernícalos - Falco tinnunculus y Falco naumanni - son similares a los que habíamos registrado en las Estrigiformes de la comunidad. Ambas especies depredan intensamente sobre medianos y grandes insectos, expresión de lo cual son los reducidos valores que toman los parámetros de diversidad trófica numérica. Sus respectivas dependencias energéticas de las diferentes categorías ponderales o taxónicas resultan en cambio relativamente equilibradas, sobre todo en Falco tinnunculus, determinando valores superiores de los parámetros que miden la diversidad biomásica.

En Buteo buteo se presenta una tendencia opuesta a la registrada en los cernícalos, ya que frente a valores no muy diferentes de BTB y BPB exhibe una elevada diversidad de predación, sobre todo en función de categorías ponderales. Pese a esta distribución altamente equilibrada de las frecuencias con que el Ratonero depreda sobre diferentes tipos de presas, se nota una clara tendencia a que dentro de los vertebrados incluidos en su dieta predominen los pertenecientes a la clase 5. Este hecho, que determina una elevada de

pendencia energética de esta categoría ponderal, y la alta proporción de la biomasa consumida que le aportan los mamíferos, consecuencia en buena medida de la captura de algunos individuos muy grandes, explican los reducidos valores que la diversidad trófica biomásica toman en esta rapaz. Como rasgos diferenciales principales del espectro alimentario del Ratonero en nuestro ecosistema con respecto al exhibido en áreas centroeuropeas (véase Sládek, 1961; Pinowsky y Ryszkowski, 1962; Glutz et al., 1971; Cramp y Simmons, 1979) hay que citar la importancia que en detrimento de los pequeños mamíferos tienen aquí los reptiles y el conejo. En Gran Bretaña, sin embargo, esta especie-presa tiene también una importante representación en la dieta del predador (Moore, 1957; Tubbs, 1967; Cramp y Simmons, 1979).

En Milvus migrans, como en Buteo buteo, los valores de diversidad trófica numérica son superiores a los de diversidad biomásica, aunque la diferencia entre ellos es menos acusada en el caso del milano. BTN y BPN son más bajos en M.migrans que en B. buteo a causa de que una elevada proporción de las capturas del primero se incluye en el grupo de los insectos (y subsidiariamente en la categoría ponderal 1). Por el contrario, BTB y BPB toman valores superiores en el milano, consecuencia parcial de su menor dependencia energética de la clase 5 y sobre todo de los mamíferos. Las aves tienen para esta rapaz una importancia prioritaria y la biomasa aportada por las clases 6 y 7 es comparativamente alta merced a la elevada frecuencia de presentación en la dieta de mamíferos grandes - seguramente cogidos en su mayoría muertos, como más adelante discutiremos -. El aporte biomásico de las clases ponderales inferiores - clases 1, 2 y 3 - es prácticamente nula en el Milano Negro puesto que su predación sobre pequeños reptiles y mamíferos, responsables principales del suministro de la biomasa en dichas clases, es muy débil. En definitiva y pese a que la distri-

bución de las frecuencias de captura de los distintos grupos-presa es menos equilibrada que en Buteo, el Milano Negro muestra una mayor diversidad en cuanto a la dependencia energética de los mismos se refiere, ya sea con respecto a categorías ponderales o taxónicas. Señalaremos además el hecho llamativo de la ausencia absoluta de peces en su dieta y que contrasta con lo visto por otros autores que han estudiado a la especie a lo largo y ancho de su área de distribución (Schnurre, 1956; Thiollay, 1967; Valverde, 1967; Fernández Cruz, 1973; Delibes, 1975; Glutz et al., 1971).

En Milvus milvus se nota una todavía más acusada reducción de BTN y BPN debida al alto porcentaje con que los insectos son incluidos en la dieta. Sin embargo, los parámetros de diversidad biomásica adquieren valores en promedio superiores a aquéllos. El Milano Real en buena medida depende energéticamente de los mamíferos y las aves, pero la distribución de frecuencias de aporte biomásico en función del peso de la presa es considerablemente más equilibrada que en las dos especies precedentes. El predominio numérico de la clase 4 sobre la 5 traduce la tendencia de esta rapaz a capturar presas en conjunto más pequeñas que las que integran el espectro de alimentación de especies con un peso similar; este hecho se pone claramente de manifiesto observando la elevada frecuencia con que captura mamíferos y reptiles de las clases 3 y 4 y la alta proporción con que los insectos entran en su dieta. Como consecuencia en parte de esto y en parte de que mamíferos y aves grandes son depredados con cierta asiduidad, se reduce la importancia biomásica de la clase 5, con respecto a las dos especies precedentes, en favor de las clases superiores.

En dos especies, Accipiter gentilis y Aquila heliaca, es clara la superioridad de los valores de los dos parámetros que miden la diversidad del peso de las presas en relación a los de aquellos que miden la diversidad taxónica, lo que sugiere que estamos ante

dos especialistas en alguno de los taxones considerados. Así, el Azor depreda fundamentalmente sobre las aves y depende energéticamente en gran medida de ellas, como en toda su área de distribución (Glutz et al., 1971; Opdam et al., 1977), en tanto el Aguila Imperial caza aves y mamíferos en parecidas proporciones, pero recibe el aporte biomásico mayoritariamente de estos últimos; dentro de estos dos taxones ambas rapaces reparten la presión de predación y la dependencia energética con relativa equitatividad entre las diferentes clases ponderales. La clase 5 es la predominante en las dietas de sendos predadores en términos de frecuencia de captura, sin embargo, mientras en A. gentilis esta misma es la fundamental en cuanto a aporte biomásico se refiere, en A. heliaca es la clase 7 la que desempeña ese papel. Esta última clase está constituida, tanto en la dieta de esta especie como en el global comunitario, básicamente por conejos adultos y liebres medianas y es, dentro de los mamíferos, la que capitaliza la predación del águila. Estos resultados se ajustan a la generalidad de los obtenidos por diferentes autores a lo largo y ancho del área de distribución de las dos subespecies que se reconocen en Aquila heliaca (Glutz et al., 1971; Garzón, 1974; Delibes, 1978; Amores, 1979).

Por último, Hieraetus pennatus muestra valores similares para los cuatro parámetros de diversidad trófica considerados, que son aproximadamente equidistantes entre los valores extremos registrados en el conjunto comunitario. Sólo BTN tiende a ser mayor que los restantes parámetros, lo que indica un cierto generalismo del Aguila Calzada al distribuir sus capturas entre los distintos taxones establecidos. No obstante se nota en esta rapaz una preferencia por los mamíferos y las aves, los primeros fundamentales además al considerar la biomasa que le suministran. La importancia secundaria que los lagartos ocelados (Lacerta lepida) tienen en su dieta determina que el espectro alimentario sea más parecido al re



gistrado en otros países, que al que caracteriza a las localidades del Oeste y Sur peninsular (véase Porter, 1970; Suetens y Groenendael, 1971; Garzón, 1974; Pérez Chiscano, 1974; Cramp y Simmons, 1979).

Las presas pertenecientes a las clases 4 y 5 constituyen la casi totalidad de las capturas efectuadas por el Aguila Calzada. La primera incluye casi exclusivamente aves, en tanto la gran mayoría de los mamíferos y reptiles depredados pertenecen a la clase 5. Esta clase incluye asimismo una buena proporción de las aves cogidas por la rapaz, con lo cual es en este taxon donde la selección en función del peso de la presa es menos acusada. No obstante, podemos considerar al Aguila Calzada como un especialista de un determinado intervalo de peso-presa (aproximadamente 28 a 241 gramos), consecuencia de lo cual es su elevada dependencia energética de una de las clases ponderales - la clase 5 aporta más del 60% de la biomasa ingerida por el predador -.

Algunos hechos deben ser resaltados a fin de caracterizar con mayor precisión el régimen alimentario de algunas de las especies. En Milvus migrans y Milvus milvus la curva de distribución de frecuencias de captura en función de clases ponderales adopta, dentro del grupo de los mamíferos, una forma caracterizada por poseer un valor modal sensiblemente desplazado hacia la parte inferior del intervalo de valores, notándose incluso una tendencia a la distribución bimodal. La segunda moda estaría determinada por la inclusión en la dieta de lagomorfos de gran tamaño en proporción similar o incluso superior a la de aquellos pertenecientes a la clase ponderal inmediatamente inferior. Este hecho sugiere a nuestro juicio que en la dieta son incluidos individuos enfermos y muertos. Téngase en cuenta que dicha curva debe estar desplazada hacia la izquierda con respecto a la que refleja la distribución de frecuencias en la naturaleza, como consecuencia de la reducida potencia

cazadora de las dos especies en litigio (compárense las curvas de predación de los dos milanos con las de otros miembros de la comunidad de tamaño similar). La posibilidad de acceder a presas no capturables a causa de su elevado peso - atributo asociado a otras características tales como experiencia, movilidad, etc. -, merced al desarrollo de un acusado comportamiento carroñero y oportunista (véase compilación sobre el particular en Cramp y Simmons, 1979), alteraría la forma aproximadamente normal que habitualmente caracteriza a las curvas de predación. Esta alteración consiste entonces en la aparición o esbozo de una segunda moda en las clases ponderales superiores, quizás porque en ellas la mortalidad debida a causas distintas de la predación es acaso más alta. La detectabilidad de un individuo enfermo o muerto, en buena lógica correlacionada directamente con su tamaño, podría actuar también en este sentido.

El mismo fenómeno al que acabamos de referirnos está presente también, aunque de forma muy atenuada, en Buteo buteo y Hieraaetus pennatus. Por otro lado, y otra vez en los dos milanos, se han registrado frecuencias de captura relativamente altas de aves pertenecientes a las clases ponderales superiores. Este hecho, más acusado en Milvus milvus, tendría la misma explicación que la dada en el caso de los mamíferos y se nota también en otras especies - Aquila heliaca, Hieraetus pennatus -, aunque en ellas podría reflejar una tendencia real hacia la selección de pesos-presa elevados y no una tendencia carroñera. La inclinación hacia la captura de individuos heridos o disminuidos es otra hipótesis que se deriva de los datos comentados.

Lo expuesto más arriba induce a pensar que Milvus milvus es más dado que M. migrans a explotar aquellos recursos alimenticios constituidos por animales en mal estado o muertos, en definitiva, que es más carroñero que este último. Sin embargo en la tabla 4 puede observarse que el porcentaje con que la carroña aparece en

sus dietas respectivas alcanza un valor superior en el Milano Negro, lo que puede ser interpretado en el sentido de que este milano obtiene dicho recurso alimenticio básicamente de los desechos humanos, en tanto el real opta en mayor medida por los que se le ofrecen de modo natural (más adelante se discutirá con mayor detalle este hecho en relación con otros aspectos de la ecología de ambas especies). Hay que mencionar además que el bajo número de presas de M. migrans que hemos determinado, consecuencia inmediata de la pequeña cantidad de egagrópilas y restos encontrados, está a nuestro juicio determinado en buena parte precisamente por el consumo que esta rapaz hace de los mencionados desperdicios, los cuales son difícilmente detectables y cuantificables. Pensamos por consiguiente que los datos que se refieren al grado de representación de la carroña en su dieta deben estar fuertemente inflavalorados.

Un estudio detenido de la distribución de frecuencias de captura de las categorías ponderales establecidas en cada uno de los taxones básicos como fuente energética de la comunidad - mamíferos, aves y reptiles - (cada uno de estos grupos es entonces contemplado como un eje de un nicho trófico multidimensional, sensu Vandermeer, 1972; Whittaker et al., 1973) debe en principio suministrar información acerca de la utilización conjunta de los recursos alimenticios y ofrecer una primera impresión sobre su estructuración trófica. Con este fin, hemos sometido los datos correspondientes a los susodichos taxones a sendos análisis de varianza de clasificación única (Sokal y Rohlf, 1979), con las diferentes especies de Falconiformes incluidas en la comunidad como grupos en el análisis. La homogeneidad del grupo de las Estrigiformes desde un punto de vista trófico y su relativo aislamiento de las rapaces diurnas, tanto en esta dimensión del nicho como

sobre todo en la temporal (véase más adelante), nos ha inducido a no considerarlas en dicho análisis.

La varianza (MS) entre grupos constituye una medida de la variedad de clases ponderales utilizadas por el conjunto comunitario, en tanto la varianza dentro de grupos mide esa misma variedad como promedio de los valores de cada una de las especies que integran dicho conjunto. Consiguientemente, el cociente entre ambas varianzas ( $F_s$ ), aparte de su significado concreto como estimador estadístico en el test de significación (véase Sokal y Rohlf, 1969), constituye una medida del grado de superposición interespecífica en cada uno de los ejes tróficos considerados (véase más atrás).

El MS entre grupos es comparativamente alto en el grupo de los mamíferos, en tanto el valor más bajo corresponde a las aves. La diferencia entre los valores obtenidos en las Clases mamíferos y reptiles es esperable considerando la menor gama de tamaños (léase pesos) que este último grupo-presa tiene en nuestro ecosistema (1 a 250 gramos, aproximadamente, frente a 10 - 2500, excluidos carnívoros y domésticos). La reducida variedad de tamaños que exhibe el conjunto de las aves depredadas por la comunidad no es explicable por el mismo razonamiento, ya que la gama de los pesos de los individuos de esta Clase en la naturaleza es bastante parecida a la de los mamíferos (7 a más de 1000 gramos, sin considerar rapaces ni domésticas). Nótese que la predación dentro de este taxon se centra en las clases ponderales 4 y 5; sólo en los cernícalos tiene una importancia equivalente o superior la clase 3.

Los valores de  $F_s$  son en todos los casos altamente significativos ( $P < 0.001$ ), poniendo de manifiesto la operatividad del parámetro peso-presa en la segregación trófica de las especies en cuestión. Además, dichos valores son sorprendentemente similares, consecuencia de una variación paralela de los MS dentro y entre grupos en cada uno de los taxones considerados (figura 9). Es decir,

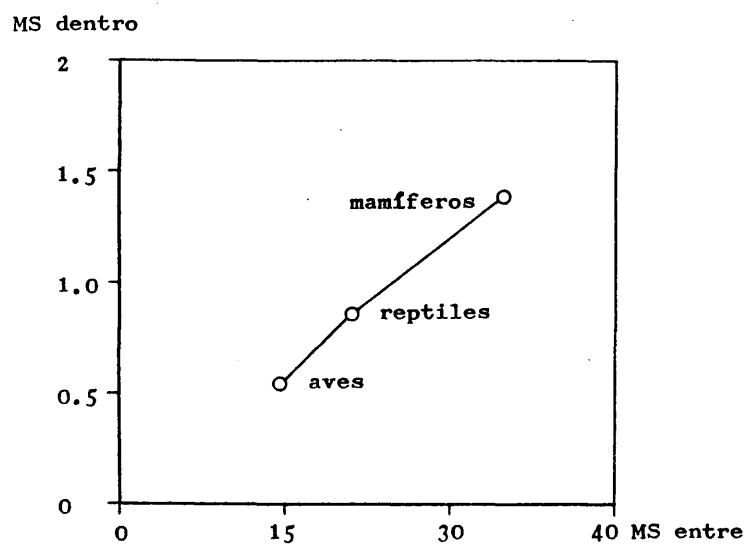


Figura 9: Relación entre los valores de la varianza (MS) dentro y entre grupos en los tres ejes tróficos principales explotados por la comunidad de falconiformes. Véase el texto.

pese a que la variedad de recursos utilizados por la comunidad o, lo que es lo mismo, su grado de especialización en el uso de los mismos, es notablemente distinta en cada uno de los ejes del nicho trófico, la segregación interespecífica sobre ellos conserva valores muy similares entre sí (véase la figura 10).

De acuerdo con los modelos que preconizan una utilización más selectiva de un recurso ecológico conforme éste es más abundante (MacArthur y Pianka, 1966; Levins y MacArthur, 1969; Schoener, 1971), habría que extraer como conclusión de los resultados expuestos que el taxon Aves tiene en el ecosistema estudiado unos efectivos globalmente más numerosos que los de los taxones Mamíferos y Reptiles. Ojeando el apéndice 1 puede apreciarse que el número de especies, pertenecientes a los dos últimos grupos, que soportan a la comunidad de Falconiformes es muy bajo (Oryctolagus cuniculus, Lepus capensis, Talpa caeca y Arvicola sapidus, entre los primeros, y Lacerta lepida, fundamentalmente, entre los segundos), en tanto las que dentro del grupo Aves desempeñan dicho papel son mucho más numerosas. Esto y nuestra impresión personal, aunque subjetiva, obtenida a lo largo de siete años de experiencia acumulada en el área de estudio parecen confirmar la antedicha especulación teórica.

Una elevada superposición de nicho no es necesariamente indicativa de una intensa competencia (Colwell y Futuyma, 1971; Pianka, 1972, 1974); por el contrario, puede admitirse que deriva de una elevada producción del recurso en cuestión (MacArthur, 1970). Si admitimos que en nuestro ecosistema las aves son más abundantes que los mamíferos o los reptiles debemos esperar, de acuerdo con la línea teórica expuesta, una mayor tolerancia interespecífica en la compartición del recurso trófico que el primero de estos taxones constituye y como consecuencia un valor medio de superposición de nicho más alto, cosa que no se observa. Por el contrario, se nota una marcada constancia de la superposición sobre los diferentes

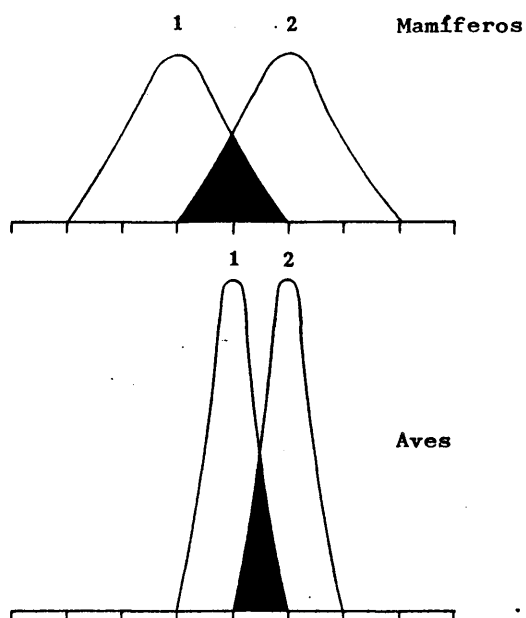


Figura 10: Representación esquemática de la forma de explotación de los ejes tróficos fundamentales por la comunidad de falconiformes. Tanto en conjunto como individualmente, las especies 1 y 2 (que simbolizan a la comunidad) utilizan una mayor gama de tamaños (eje de la figura) en el grupo mamíferos que en el grupo aves, estableciéndose una superposición interespecífica similar sobre ambos ejes tróficos, que queda representada en la figura por el área en negro. Véase el texto.

ejes taxónicos considerados. Teniendo en cuenta que la dependencia energética que del grupo-presa Aves muestra el conjunto comunitario es notablemente menor que la del grupo Mamíferos, debemos admitir la disarmonía entre las predicciones teóricas y los hechos observados. A nuestro juicio, esto es consecuencia de una falta de correlación entre la abundancia y la disponibilidad de las presas, ya que esta última no constituye un atributo de ninguna población, sino que es un concepto relativo a una determinada técnica de explotación (véase por ejemplo Kahl, en Odum, 1972). Así, los pequeños mamíferos de la biocenosis, sin duda muy abundantes, desempeñan un papel muy poco importante en la alimentación de las diferentes Falconiformes de nuestra comunidad, hecho que contrasta vivamente con lo que sucede en latitudes más septentrionales (véanse las compilaciones de Glutz et al., 1971 y Cramp y Simmons, 1979). Posiblemente se pueda explicar esta diferencia en base a una reducida actividad diurna de los micromamíferos en las áreas mediterráneas. La acusada especialización de las cuatro Estrigiformes de la comunidad que nos ocupa sobre este grupo de presas armoniza con esta consideración e ilustra con claridad la relatividad del concepto "disponibilidad" a la que nos referíamos.

Las clases de tamaño que en el eje taxónico Aves capitalizan la predación de las rapaces diurnas están constituidas básicamente por estorninos (Sturnus unicolor) y córvidos (Pica pica y Corvus monedula, sobre todo), grupos con la característica común del acusado gregarismo de los individuos que pertenecen a ellos. Por consiguiente, y aunque de forma un tanto especulativa, podríamos argumentar que es este atributo poblacional el determinante fundamental de que el recurso trófico constituido por las aves sea utilizado por el conjunto comunitario de forma más selectiva que los restantes (véanse alusiones al tema y referencias en Ward y Zahavi, 1973 y Wiens, 1976). De cualquier forma resulta arriesgado tratar



de dilucidar en que medida su operatividad, que canaliza la predación de la comunidad hacia los córvidos y estorninos, está influida por la accesibilidad de otros grupos-presa (mamíferos y reptiles, singularmente). A nivel específico, acaso sea la disponibilidad de uno de dichos grupos, cuya identidad variará según la especie considerada, la que decida el nivel de presencia de los restantes en su dieta. Por ejemplo, para el Azor podrá ser la disponibilidad de aves la que determine el grado de predación sobre los lagomorfos, en tanto para el Aguila Imperial seguramente será la accesibilidad de este último grupo la que condicione el papel que el primero jugará en su dieta. Este argumento armoniza con la opinión de aquellos autores defensores de la idea de que es el nivel de presencia en la dieta de las presas más productivas el determinante del que tendrán las que lo son menos (Davies, 1977; Goss-Custard, 1977; Krebs et al., 1977) —el concepto de productividad de la presa en rapaces debe entenderse en un sentido relativo al tamaño y estructura anatómica de la especie en cuestión—. A nivel comunitario seguramente será el efecto sinérgico de la disponibilidad de cada grupo-presa el que determine la importancia de cada uno de ellos como recurso trófico del conjunto de sus componentes (véase Rapport, 1980).

#### 4.3. VARIACION INTRAANUAL

Considerando que el alimento actúa como factor limitativo fundamental en las aves (Lack, 1954; Newton, 1980) y en general en el nivel de los consumidores secundarios (Hairston et al., 1960), el conocimiento de los cambios temporales experimentados por la dieta es de una importancia fundamental en un estudio sobre ecología alimentaria, ya que hay una interdependencia entre la composición del espectro alimentario y el grado de abundancia de los recursos explotables (Emlen, 1966; MacArthur y Pianka, 1966; Emlen, 1968;

Schoener, 1971; etc.). El establecimiento de un patrón general de variación en conexión con la cronología reproductora debe ser altamente ilustrativa de las relaciones ave-medio; téngase en cuenta que la selección natural ha favorecido, como norma general, una estrecha sincronización entre el periodo de ceba de pollos y el momento del año en el que la disponibilidad de alimento es mayor (Thomson, 1950; Lack, 1950).

Dos especies - Asio otus y Falco tinnunculus - nos han permitido obtener detallada información sobre la variación de la dieta y otros parámetros asociados a lo largo del ciclo anual. Los resultados obtenidos obviamente no serán generalizables a las restantes especies de la comunidad, pero el hecho de pertenecer a dos grupos notablemente diferentes desde el punto de vista de su ecología alimentaria y de su comportamiento predador será útil para extraer algunas conclusiones sobre el todo comunitario.

#### 4.3.1. El caso de Asio otus

Se ha estudiado la variación estacional de la dieta de esta especie agrupando los datos recogidos en diferentes años en periodos de dos meses, con lo cual el esquema resultante reflejará un modelo general de variación intraanual para el conjunto de dichos años, que podrá no obstante variar interanualmente.

La característica más sobresaliente de los cambios que se suceden en la dieta del Buho Chico es la marcada reducción del porcentaje de presencia en la misma del grupo de los microtinos, que acontece en líneas generales durante el verano (figura 11); este grupo-presa es básico para la rapaz en cuestión durante todo el año. Los patrones de variación que siguen las tres especies-presa que se integran en él son relativamente diferentes entre sí. En Microtus arvalis se nota un brusco descenso de los porcentajes de presencia en la dieta desde noviembre-diciembre hasta julio-agosto y una re-

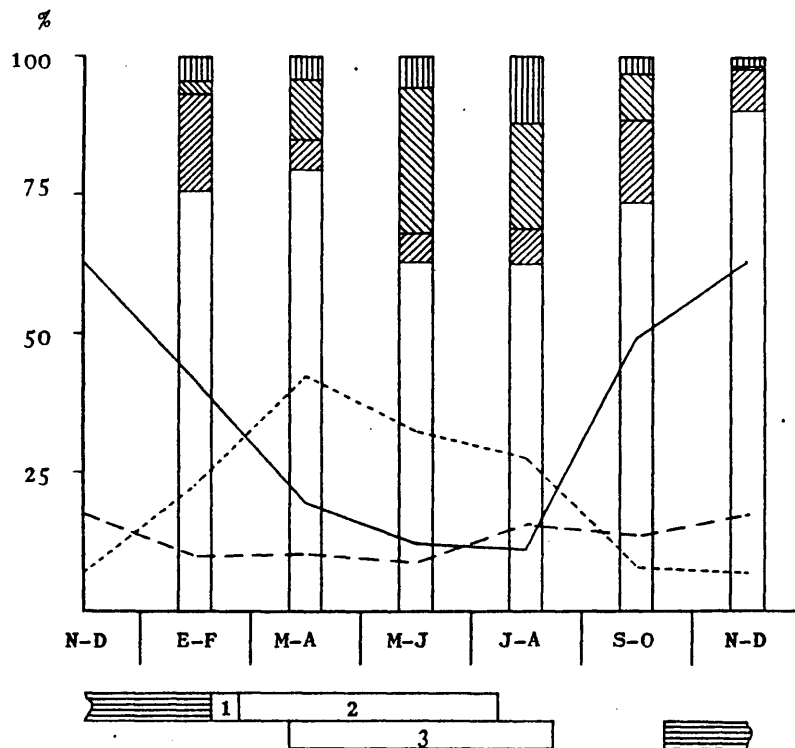


Figura 11: Variación por periodos bimensuales de la dieta de *Asio otus*. En la parte inferior de la figura se esquematiza el ciclo anual reproductor y la estructura poblacional. Barra en blanco: 1. periodo de afinamiento territorial; 2: huevos en nido; 3: pollos en el territorio paterno. Barra rayada: periodo de gregarismo. Entre mediados de agosto y mediados de octubre es esporádica la observación de Buhos Chicos en el área de estudio.

□ Microtinos    ▨ Otros Rodentia    ▩ Insectívoros    ▤ Otras presas.  
 — *Microtus arvalis*    - - - *Pitymys lusitanicus*    - · - *Pitymys duodecimcostatus*.

cuperación de los mismos a partir de entonces. Pitymys duodecimcos tatus experimenta también este descenso, aunque de forma muy poco acusada; su mínimo en la dieta está algo adelantado con respecto al de la especie anterior. La curva de variación en Pitymys lusitanicus es en cierta medida opuesta a las anteriores; a partir de noviembre-diciembre se produce una paulatina elevación de los porcentajes con que está presente en la dieta, que se mantiene hasta marzo-abril (véase la figura 11).

Las fluctuaciones de las frecuencias de captura de las especies o grupos-presa que integran la dieta de un predador no están necesariamente correlacionadas con sus variaciones reales en la naturaleza, a causa fundamentalmente de que dichas frecuencias son interdependientes (Saint-Girons y Spitz, 1963). No obstante, los cambios a medio o largo plazo de la dieta de las Estrigiformes se han utilizado en algunas ocasiones como un estimador de las oscilaciones poblacionales de sus presas principales (Bovet, 1963; Zelenka y Prícam, 1964; Veiga, 1981). En el presente trabajo hemos optado por intentar una aproximación a la variación intraanual de los niveles de abundancia de las tres especies de microtininos aludidas, estudiando la composición de edades de sus respectivas poblaciones en periodos bimensuales, para lo cual hemos asumido una asociación directa entre dichos niveles y la tasa de liberación de jóvenes. Hemos utilizado la longitud mandibular (LM) como parámetro morfométrico indicativo de la edad (el mismo procedimiento ha empleado Lockie, 1955), ya que es más factible tomar esta medida en los restos extraídos de egagrópilas que la longitud del diastema, generalmente admitida como buen criterio de edad (Chaline et al., 1974; Sans-Coma et al., 1976). Hemos comprobado además una correlación significativa entre ambos parámetros ( $r = 0.809$ ;  $P < 0.001$ ). El rango total de longitudes abarcado para cada especie se ha dividido en tres intervalos iguales y los individuos medidos se han denominado jóve-

nes, subadultos o adultos según la clase de tamaño en la que resultasen incluidos. A falta de datos precisos hemos considerado que los jóvenes serían en general individuos de no más de un mes de edad, en tanto los subadultos no superarían los cinco meses.

La diferencia entre la estructura de edad de sendas poblaciones de Pitymys y la de Microtus, que nuestros datos ponen de manifiesto (tabla 6), es seguramente engañosa y acaso consecuencia del diferente modo de vida de ambos Géneros. Es posible que el relativo bajo número de jóvenes y subadultos en las poblaciones de Pitymys sea consecuencia de la menor probabilidad que tiene el predador de capturar a los individuos de menor edad al frecuentar éstos la superficie menos que los adultos. No obstante, esta argumentación es totalmente especulativa y no descarta la posibilidad de que los datos expuestos reflejen diferencias reales entre estos dos grupos ecológicos de micromamíferos.

Algunas circunstancias, como es por ejemplo la presencia de subadultos después de más de cinco meses sin detectarse presencia de jóvenes en la población (véase la figura 12), sugieren que la edad asignada a las clases morfométricas establecidas no es totalmente exacta. No cabe duda de que además del error explícito cometido al signar la edad a los intervalos de medidas fijados, existe otra fuente de distorsión de los datos derivada del hecho de no haber una correlación perfecta entre los parámetros edad y tamaño. Es decir, algunos individuos adultos tienen medidas muy inferiores a las normales y, al revés, individuos que por biometría serían encuadrados en la categoría de adultos presumiblemente no han alcanzado aún la edad correspondiente; esta última circunstancia debe ser sin embargo poco frecuente.

Pese a los inconvenientes que plantean estas imprecisiones, inevitables con el tipo de material y metodología empleada, los resultados obtenidos permiten extraer algunas conclusiones de induda-

TABLA 6

Número total de ejemplares y porcentajes de presentación de las tres clases de edad establecidas en tres especies de microtinos, de acuerdo a individuos extraídos de egagrópilas de Asio otus. Véase el texto.

---

	<u>número</u>	<u>porcentaje</u>
<b>Pitymys lusitanicus</b>		
adultos	192	70.07
subadultos	78	28.46
jóvenes	4	1.45
<b>Pitymys duodecimcostatus</b>		
adultos	132	66.00
subadultos	63	31.50
jóvenes	5	2.50
<b>Microtus arvalis</b>		
adultos	64	31.21
subadultos	126	61.46
jóvenes	15	7.31

---

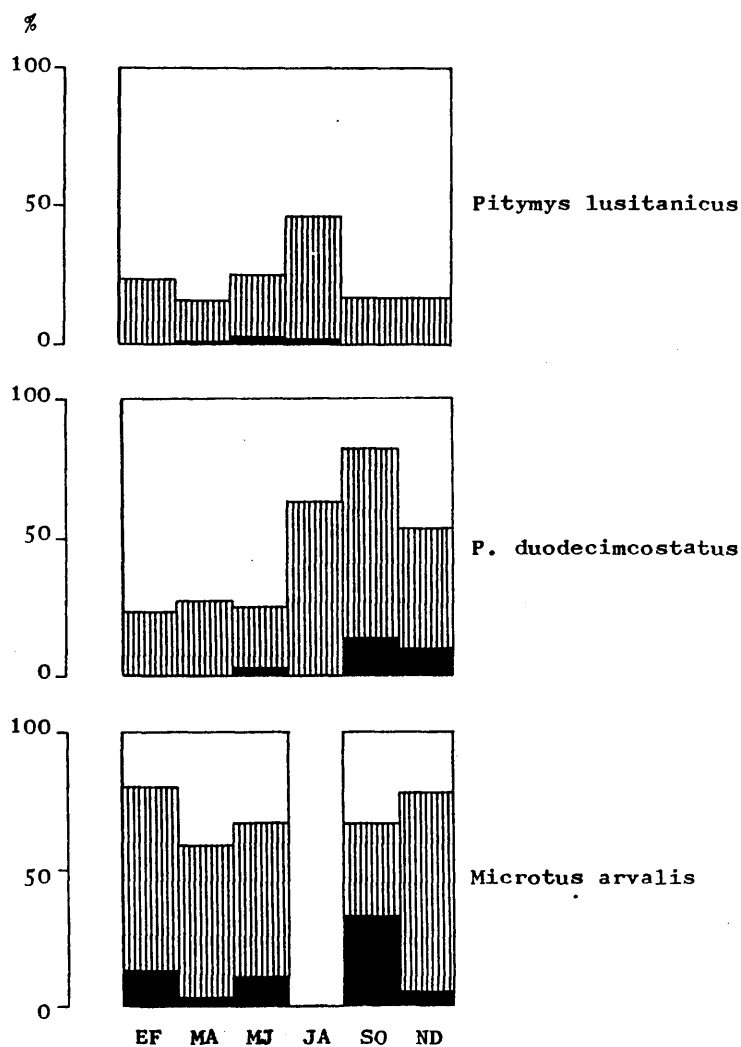


Figura 12: Variación por periodos bimensuales de las frecuencias relativas de aparición en las egagrópilas de *Asio otus* de las clases de edad establecidas para tres especies de microtinos.

□ adultos    ▨ subadultos    ■ jóvenes. Véase el texto.

ble interés (véase la figura 12). El periodo reproductor de Pitymys lusitanicus parece extenderse desde marzo-abril a julio-agosto, notándose en este último periodo los porcentajes más altos de subadultos y los más bajos de adultos. En P. duodecimcostatus se detecta un periodo de producción de crías en mayo-junio, confirmado por la elevada proporción de subadultos en el periodo bimensual siguiente. Sin embargo es el intervalo septiembre-diciembre el que soporta una más intensa liberación de jóvenes. En Microtus arvalis los resultados sugieren que se producen nacimientos durante todo el año. Sin embargo debe tenerse en cuenta que la procedencia del material de varios años puede influir en el patrón extraído al actuar un componente temporal interanual; este componente puede evidentemente incidir también sobre las dos especies anteriores. La mayor intensidad de producción de jóvenes en el Topillo Campesino se ha registrado en el periodo septiembre-febrero y, dentro del mismo, especialmente en septiembre-octubre, como sugiere la elevada proporción de jóvenes en estabimestre y de adultos en los dos siguientes (noviembre-diciembre y enero-febrero). En julio-agosto el número de datos conseguido ha sido muy bajo y por ello no se han tenido en cuenta.

Confrontando el patrón de producción de crías - que habíamos considerado como estimador de la variación de efectivos poblacionales - de cada una de las especies en litigio, con sus respectivos modelos de variación intraanual en la dieta de Asio otus (figura 11), se nota una estrecha asociación entre nivel poblacional de cada especie-presa y frecuencia de captura por parte del predador. Es decir, el papel que una especie juega en la dieta del Buho Chico es mayor cuanto más alta es su abundancia en el campo. Es entonces presumible que los cambios de la representación del grupo de los microtinos en la alimentación de la estrígida estén igualmente influidos por el grado de abundancia absoluta de este recurso ali-



menticio. La correlación negativa existente entre dicha representación y la diversidad trófica ( $r_s = -0.944$ ;  $P < 0.01$ , una cola), indicativa de una generalización de la dieta conforme este grupo-presa es menos capturado, sugiere esta misma relación causa-efecto si admitimos que la respuesta selectiva está propiciada por una elevada abundancia relativa de dicho grupo-presa (MacArthur y Pianka, 1966; Levins y MacArthur, 1969; Schoener, 1971). No obstante, la diversidad trófica no es siempre un indicador fiel de la disponibilidad de alimento, sobre todo allí donde la propia diversidad ambiental condiciona decisivamente los valores que toma la primera (véase más adelante). Por otro lado, el nivel de consumo de un determinado tipo-presa no refleja a nuestro juicio su grado de abundancia en el área global considerada; interviene seguramente aquí factores relacionados con la parcelación del hábitat (patchiness en la literatura sajona) actuando en asociación con cambios del patrón de estructuración social de la especie, que se verán con detalle más adelante.

El periodo reproductor de Asio otus se sitúa muy temprano en el calendario (véase la figura 11). La ceba de los pollos suele producirse desde marzo avanzado hasta mediados o finales de mayo, aunque en años con alimento abundante puede prolongarse hasta finales de agosto como consecuencia de la producción de segundas puestas en algunas de las parejas (datos propios no publicados). La instalación de los reproductores en los puntos de nidificación se produce durante el mes de febrero o principios del de marzo y el abandono de los mismos tiene lugar generalmente antes de iniciarse el mes de agosto. En años con abundancia de alimento hemos localizado agregaciones de individuos en dormitorios comunales, cuya formación se produce aproximadamente a mediados de octubre y cuya disolución coincide con el comienzo del periodo de afinamiento territorial de las parejas reproductoras. En definitiva, se suceden

dos patrones de estructuración de la población, que alternan a lo largo del ciclo anual; el primero, propio de primavera-verano, se caracteriza por una dispersión de los individuos, los cuales adoptan una estrategia territorial, que les lleva a ocupar zonas situadas incluso a más de 1500 metros s.n.m. El segundo, propio de otoño-invierno, viene definido por un comportamiento gregario y por una concentración de la población en un escaso número de puntos situados generalmente por debajo de los 1200 metros.

#### 4.3.2. El caso de Falco tinnunculus

Las fluctuaciones mensuales de los porcentajes de presencia y de aporte biomásico de grupos taxónicos en la dieta del Cernícalo Vulgar se presentan en la figura 13 y en la tabla 7. La falta de información en tres de los meses del año no dificulta seriamente el análisis de las tendencias tróficas de la especie a lo largo del mismo. Como en el caso de Asio otus, el material procede de varios años y consiguientemente los resultados obtenidos definirán un esquema general sin duda cambiante de año en año de acuerdo con las circunstancias ambientales.

La característica más notable del modelo de variación intra-anual de la dieta es el predominio numérico en todos los meses de los ortópteros, aunque un acusado declive de su nivel de representación tiene lugar en junio y julio. Este descenso no se registra sin embargo al considerar el aporte de biomasa, ya que la elevación de la frecuencia de captura de grillofílidos en este periodo permite compensar a nivel biomásico - merced a su elevado peso individual - la reducción del porcentaje numérico de los grillofílidos (véase la figura 13).

Los acrídidos y tetigónidos, poco importantes en el conjunto de las presas capturadas, son más frecuentemente consumidos a partir de junio y especialmente en agosto-septiembre; incluso en este pe-

TABLA 7

Porcentajes mensuales de representación en la dieta de Falco tinnunculus de los grupos-presa establecidos. n: calculados en función del número total de presas; b: calculados en función de la biomasa global aportada.

	XII		I		III		IV	
	n	b	n	b	n	b	n	b
Ortópteros	92.74	59.40	88.61	32.92	88.49	26.49	91.44	35.64
Otros Artrópodos	4.72	0.57	3.07	0.24	1.76	0.22	2.25	0.34
Reptiles	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Aves	0.10	1.46	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Mamíferos	2.41	38.55	7.38	66.82	9.73	73.28	5.85	64.00

72

	V		VI		VII		VIII-IX	
	n	b	n	b	n	b	n	b
Ortópteros	78.44	28.01	84.03	41.70	76.06	36.52	86.90	66.80
Otros Artrópodos	8.71	1.12	2.11	0.15	14.06	0.91	11.57	10.81
Reptiles	0.91	3.60	6.53	17.71	4.66	18.91	0.70	8.55
Aves	0.00	0.00	2.11	13.41	2.06	27.45	0.46	7.13
Mamíferos	10.09	67.25	5.19	27.01	3.15	16.19	0.35	6.68

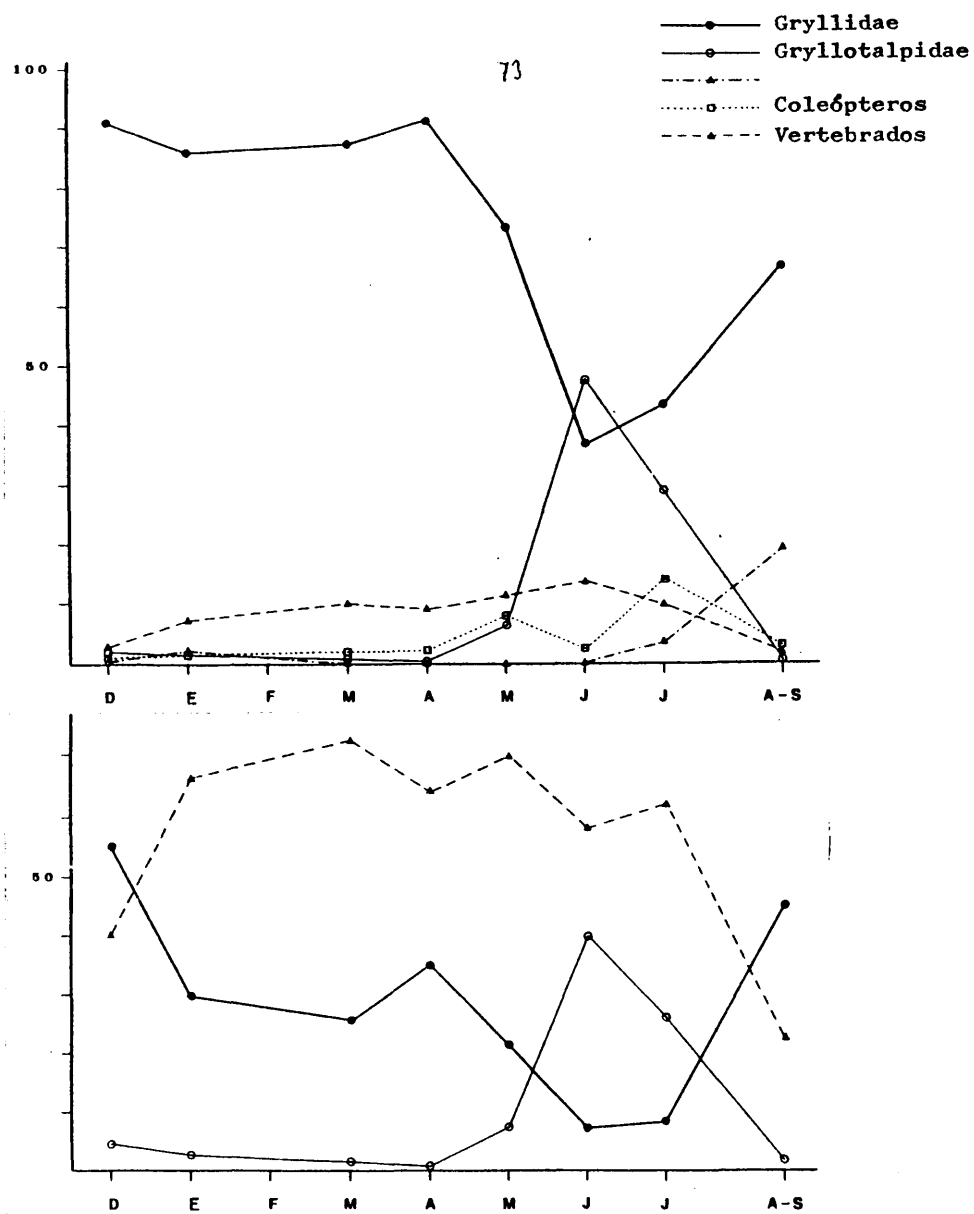


Figura 13: Variación intraanual de los porcentajes de los taxones-presa en la dieta de Falco tinnunculus. Parte superior: en función del número de capturas; parte inferior: en función de la biomasa.

74

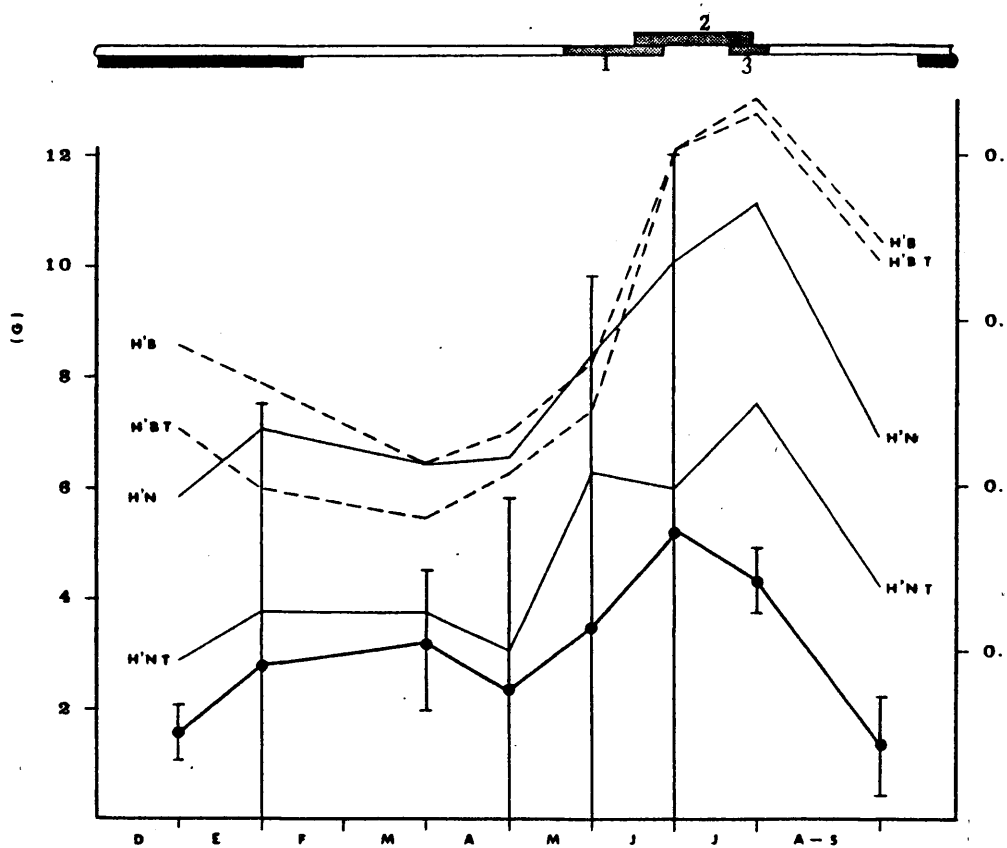


Figura 14: Variación intraanual en la dieta de Falco tinnunculus de los parámetros tróficos definidos (véase el texto). Escala de la izquierda: peso en gramos; escala de la derecha: diversidad trófica tipificada. Barra en blanco: intervalo no reproductor con individuos afincados territorialmente; 1: huevos en nido; 2: pollos en nido; 3: jóvenes volanderos en el territorio paterno; barra en negro: intervalo de aparición de agregaciones individuales. Líneas verticales: intervalo de confianza (95%).

riodo la biomasa que aportan al predador representa una reducida fracción del total consumido.

Otros artrópodos, siempre escasamente representados en la dieta, exhiben poco marcadas fluctuaciones. Sólo los coleópteros tienen una presencia lo suficientemente importante como para poner de manifiesto ciertas oscilaciones mensuales. Una ligera elevación de sus porcentajes de presencia numérica tiene lugar en julio y está determinada casi exclusivamente por la inclusión en la dieta de melolóntidos (Rhizotrogus sp.), grupo muy abundante en el campo durante este mes.

Los himenópteros - casi exclusivamente formícidos del género Messor - parecen ser capturados en vuelo y sólo desde agosto a diciembre, periodo en el que aparecen los enjambres voladores.

Se nota una cierta tendencia a la elevación progresiva de la frecuencia de captura de vertebrados desde diciembre a junio y una vuelta a los valores iniciales a partir de entonces. Al considerar los porcentajes biomásicos este esquema de variación es menos uniforme y se registran fluctuaciones más marcadas. No obstante los valores más bajos corresponden también ahora a diciembre y agosto-septiembre; precisamente cuando los porcentajes de los ortópteros, tanto numéricos como biomásicos, muestran sus cotas más altas. Los mamíferos son la única Clase de vertebrados presente en la dieta durante el año completo. Las aves y los reptiles aparecen fundamentalmente durante la segunda parte de la primavera y a lo largo del verano, en detrimento de los primeros.

En la figura 14 hemos representado la variación intraanual del peso promedio de la presa (PPP) (véase Schoener, 1968) y de los parámetros de diversidad trófica antes definidos (capítulo 4.2.). Nótese no obstante que la cuantificación se ha llevado a cabo en este caso mediante el índice de Shannon (véase por ejemplo Peet, 1974), por lo cual las siglas que denotan los diferentes parámetros

incluyen la notación  $H'$ , con que se designa dicho índice, en lugar de la  $B$ , aplicada al basado en el de Simpson. Asimismo, las categorías de peso de la presa siguen una escala diferente a la establecida en el capítulo 4.2. Se ha pretendido con esta modificación un grado de resolución más fino al caracterizar determinados aspectos autoecológicos.

El PPP muestra una tendencia a la elevación desde diciembre a julio ( $t = 7.4$ ,  $P < 0.001$ ) y a la disminución desde este momento hasta los comienzos del otoño ( $t = 5.6$ ,  $P < 0.001$ ) (véase la figura 14).  $H'NT$  y  $H'NP$ , positivamente correlacionados con PPP ( $r_s = 0.666$  y  $0.738$ , respectivamente,  $P < 0.05$ ), lógicamente siguen la misma tendencia, pero los valores de los dos parámetros de diversidad para el periodo agosto-septiembre no son los mínimos del año como sucede con el valor correspondiente de PPP. Tanto la diversidad trófica, definida numérica o biomásicamente, como el peso promedial de la presa alcanzan los valores más altos en la primera mitad del verano, coincidiendo con el periodo de incubación y ceba de los pollos.  $H'BT$  y  $H'BP$ , estrechamente asociados entre sí ( $r_s = 1$ ;  $P < 0.01$ ) no están, sin embargo, correlacionados con PPP ( $r_s = 0.607$  y  $r_s = 0.500$ , respectivamente;  $P > 0.05$ ).

Los resultados expuestos sugieren que el proceso de la nidificación y principalmente la ceba de los pollos influye decisivamente sobre el régimen alimentario del cernícalo en el sentido de favorecer una elevada diversidad depredadora, tanto en lo que respecta a la filiación taxonómica de las presas como a su tamaño, asociada a un considerable incremento del peso medio de las capturas efectuadas. Es interesante señalar que, igual que sucedía en Asio otus, la mayor diversidad trófica corresponde al periodo veraniego. La gran diferencia entre los espectros alimentarios de ambas rapaces sugiere, como ya apuntábamos, que la diversidad ambiental debe influir de forma decisiva en este hecho.

Los ortópteros y los mamíferos aparecen correlacionados entre sí a nivel biomásico ( $r_s = -0.904$ ;  $P < 0.01$ ), pudiéndose interpretar este hecho en el sentido de que ambos grupos juegan un papel de presas de sustitución recíprocas en lo que respecta a la biomasa que aportan a la falcónida. Los reptiles y las aves, grupos que incluyen los elementos-presa de mayor peso capturados, están positivamente correlacionados con H'BT ( $r_s = 0.959$  y  $r_s = 0.917$ , respectivamente;  $P < 0.01$ ) y los reptiles además con H'NT ( $r_s = 0.909$ ;  $P < 0.01$ ). Es decir, la importancia biomásica - y numérica en reptiles - que ambos grupos-presa tienen para el Cernícalo Vulgar aumenta conforme tiene lugar una generalización de la dieta, entendida como dependencia energética de los diferentes taxones establecidos. Esta circunstancia es particularmente sentida en junio y julio cuando la abundancia y diversidad animal son, al menos para un observador humano, las más altas del año. Parece además claro que la ceba de los pollos debe ejercer una cierta influencia sobre esta orientación trófica (Schoener, 1971).

Algunos autores han demostrado empíricamente que la accesibilidad de las presas más productivas condiciona el nivel de presencia en la dieta de las que lo son menos (Davies, 1977; Goss-Custard, 1977; Krebs *et al.*, 1977). La productividad de un determinado elemento-presa se ha entendido generalmente en términos de la energía que proporciona al predador por unidad de tiempo (E/T). Por consiguiente, tan importante como el aporte biomásico, que afecta al numerador de esta expresión, es la abundancia del elemento-presa en cuestión, que repercutirá en el valor del denominador, y así lo han señalado diferentes autores (Emlen, 1966; Valverde, 1967; Rapaport, 1980). En este contexto, la reducida diversidad y abundancia de micromamíferos en los ecosistemas mediterráneos y la alta densidad que con respecto a latitudes más septentrionales tienen aquí los insectos (en especial los ortópteros), debe alterar el balance



energético relativo de estos dos grupos de presas y propiciar la acusada incidencia predatora y la elevada dependencia energética de los segundos que exhibe el cernícalo en nuestro ecosistema (información sobre alimentación en la Europa templada puede verse en Davis, 1960; Simms, 1961; Farley y Mclean, 1965; Davis, 1975; Cramp y Simmons, 1979).

La problemática derivada del relativo pequeño tamaño medio de las presas en la región estudiada es difícil de abordar sin datos precisos de abundancia y distribución temporal y espacial de los grupos-presa que integran el espectro alimentario. La ceba del cónyuge y de la descendencia, que conlleva el no consumo in situ de una buena parte de las capturas, debe incrementar el costo energético por unidad-presa y subsiguientemente reducir el "índice de apetencia" de las mismas (en el sentido que da al concepto Valverde, 1967). Por otra parte, las presas por encima de un cierto valor umbral de peso tienen presumiblemente hasta ese momento un relativo bajo cociente E/T a causa de que sólo podrían ser parcialmente aprovechadas (aceptando que en la naturaleza no parece darse un comportamiento de almacenamiento y utilización posterior de la presa; véase Nunn, 1976, pero también Mueller, 1973; Parker, 1977) y de que llevarían implícito un alto tiempo de manipulación ("handling time"; véase Schoener, 1971). La presencia de la hembra incubando o de pollos no independizados debe volver más apetecibles dichas presas, ya que ahora podrían ser totalmente aprovechadas. El compromiso entre capturar una presa pequeña y abundante u otra mayor pero más escasa está por tanto en estrecha conexión con la presencia, número y edad de los pollos, en definitiva, con los requerimientos energéticos familiares. Esta problemática será abordada con más detenimiento en el capítulo siguiente.

#### 4.3.3. Discusión

Las oscilaciones de la dieta de una población predadora son resultado de la interacción entre los cambios ambientales que se suceden a lo largo del ciclo anual y la variación de factores intrínsecos a la propia población. Estos últimos están determinados básicamente por el desarrollo del ciclo reproductor, muda y adquisición de depósitos grasos en previsión de situaciones adversas (Murton y Westwood, 1977), factores todos determinantes de la existencia de picos en los requerimientos energéticos. Consiguientemente, la colocación cronológica del periodo reproductor, así como otros factores que se refieren a la estructuración poblacional a lo largo del ciclo anual, además de estar directamente influidos por los cambios de la disponibilidad de alimento (Lack, 1950, 1954; Thomson, 1950), deben incidir decisivamente en la conformación del patrón de variación de tendencias tróficas a lo largo del año.

En el caso de Asio otus los resultados expuestos son sugerentes de que el periodo habitual de ceba de los pollos se sincroniza con el único intervalo anual en el que se detecta producción de crías en sus tres especies-presa básicas. Este hecho conlleva un máximo en la disponibilidad de alimento durante el susodicho periodo, a la vez que una distribución relativamente homogénea del mismo. Ambas circunstancias actuarían como factores ecológicos desencadenantes de sendas respuestas de la población de la estrígida: el primero fijaría, de forma más o menos rígida, la cronología reproductora, en tanto el segundo favorecería el afinamiento territorial de las parejas nidificantes (Lack, 1968; Wiens, 1976; Schoener, 1971; etc.) y subsiguientemente la dispersión de la población. Durante el periodo otoño-invierno, la ausencia de producción de jóvenes en Pitymys lusitanicus, seguramente el topillo con una distribución más uniforme en nuestro ecosistema, a la vez que la marcada actividad reproductora en Microtus arvalis, especie tendente a ocupar biotopos de fondo de valle en esta sierra (véase también Rey, 1975), crean

una acusada parcelación en el modelo de distribución de los recursos alimenticios. Así, un escaso número de enclaves mantienen una elevada densidad de presas, mientras que en el resto del área de estudio se acusa una general escasez de la disponibilidad trófica; esta circunstancia actúa como favorecedora de una respuesta de la población del predador, que tiende al gregarismo de sus miembros (véase Murton, 1971; Zahavi, 1971; Lazarus, 1972; Ward y Zahavi, 1973; Wiens, 1976; etc.). Los dormideros comunales que constituye Asio otus - en nuestra región sólo en años con abundancia de microtinos (Veiga, 1981) - funcionarían como centros de información que permitirían a los individuos carentes del conocimiento de la localización del abundante pero desigualmente distribuido alimento favorecerse de las habilidades de otros individuos del grupo (Ward y Zahavi, 1973). La acentuada estenofagia de la estrígida durante el periodo en el que se mantiene la conformación gregaria de su población sería entonces consecuencia de un efecto de contagio en la utilización del hábitat y traduciría la selectividad por parte de la población predadora de unas determinadas parcelas especialmente favorables. Es decir, la especialización trófica no puede considerarse como efecto en el que sólo una alta disponibilidad de alimento actúa como causa operante; la variación intraanual del patrón de distribución espacial de predador y presa tiene en este caso una influencia mucho más decisiva sobre el particular.

La variación de diversos factores ecológicos con la altitud tiene una gran influencia sobre la distribución y otros aspectos de la biología de los microtinos en el Guadarrama, que inciden a su vez sobre el Buho Chico y sobre otras rapaces de la comunidad. Los gradientes altitudinales inversos que parecen seguir los efectivos poblacionales de Pitymys lusitanicus y Microtus arvalis (figura 15) ejercen un efecto decisivo sobre el modelo de parcelación del hábitat desde un punto de vista trófico. De forma explícita, en primave

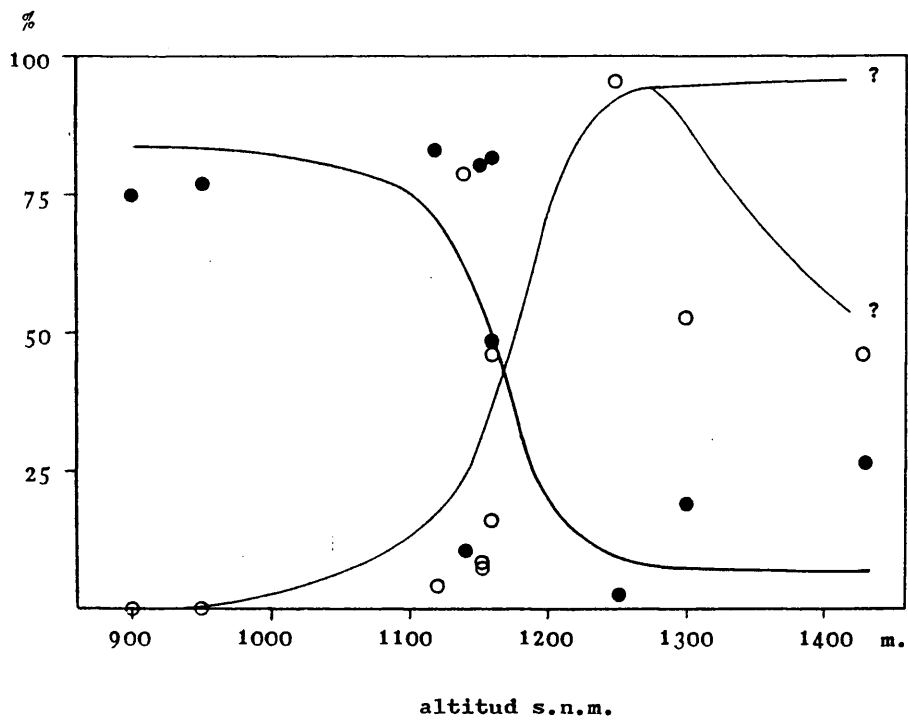


Figura 15: Variación altitudinal de las frecuencias, relativas al total de microtinos, de presentación en egagrópilas de Asio otus y Tyto alba de Microtus arvalis (círculos negros) y Pitymys lusitanicus (círculos blancos).

ra-verano la producción de jóvenes por ambos microtinos determina que la abundancia de alimento no varíe excesivamente con la altitud. Concluido este periodo, la inactividad reproductora de P. lusitanicus y la intensificación de la producción de crías en M. arvalis propician una creciente abundancia de alimento conforme descendemos hacia los niveles inferiores de la sierra, en los que esta última especie tiene su óptimo. Por consiguiente, el patrón de los desplazamientos estacionales en altitud observados en la población de Asio otus - ocupación de un amplio margen altitudinal en primavera-verano y establecimiento en las áreas de pie de sierra en otoño-invierno - se ajusta a lo que cabría esperar si los movimientos del predador responden a la distribución espacial de la abundancia de sus presas básicas, estrategia, por otro lado, normal en un especialista (Lundberg, 1979).

De lo hasta ahora expuesto se deduce que la variación estacional de los efectivos poblacionales de los microtinos de nuestra biocenosis actuando en estrecha conjunción con su distribución espacial - definida básicamente por dos ejes del hábitat hiperespacial (sensu Whittaker et al., 1973): altitud s.n.m. y características fitoedáficas - constituyen los dos factores fundamentales que determinan el modelo ecológico de adaptación del Buho Chico a nuestro entorno montano (véase la figura 16). Merece la pena contrastar este modelo con el de Tyto alba, especie que en el Guadarrama no alcanza de forma permanente altitudes superiores a 1200 metros s.n.m. (Veiga, 1980). En las ocasiones en que hemos comprobado su reproducción, el periodo de estancia de los pollos en el nido se extendió desde mediados de septiembre a mediados de noviembre. Esta nidificación tardía sugiere que durante el periodo primaveral la abundancia o disponibilidad de microtinos en las áreas de pie de sierra, donde se instala la titónida, es más baja que en otoño-invierno. La elevada dependencia que de Microtus arvalis exhibe la

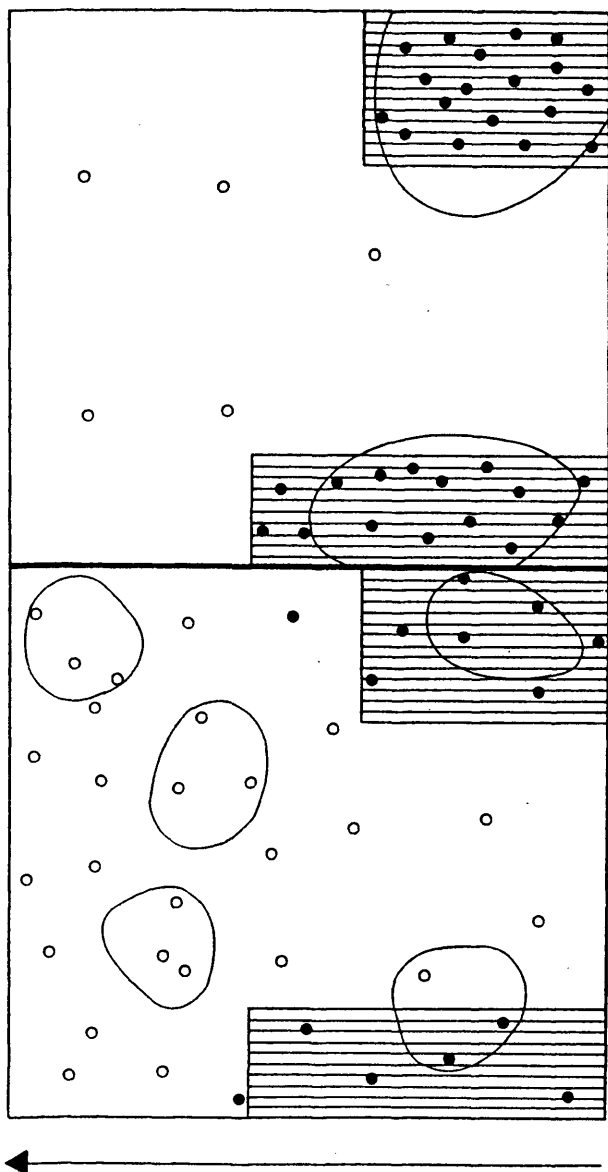


Figura 16: Representación simbólica de los modelos de estructuración espacial de la población de *Asio otus* en relación con la de sus presas principales. *Opitymys lusi-tanicus* ● *Microtus arvalis*. Se han dibujado las áreas de influencia de los indivi- duos ligados a un nido, en primavera-verano (izquierda), o a un dormitorio comunal, en otoño-invierno (derecha). La flecha representa el gradiente altitudinal. Las áreas tramadas representan hábitats especialmente favorables para *M. arvalis*.

Lechuza en nuestra área de estudio (Veiga, 1980) sugiere que es básicamente el nivel de abundancia de este topillo, cuyo techo se sitúa en septiembre-octubre, el inductor de su retrasada reproducción.

Las estrategias de residencia-migración de ambas estrigiformes son por tanto muy diferentes: Asio otus es especie errática, cuyos desplazamientos se orientan en el sentido de localizar y ocupar aquellas áreas donde y mientras sus recursos tróficos fundamentales son abundantes (microtinos tanto aquí como en la mayor parte de su área de distribución; véase por ejemplo Herrera e Hiraldo, 1976; Martí, 1976). Tyto alba por el contrario ocupa permanentemente una zona de extensión reducida merced a su capacidad de extender el nicho alimentario si los recursos explotables disminuyen; su ausencia de dicha zona sólo es notada cuando el alimento se reduce presumiblemente de forma drástica. En la región que nos ocupa, la Lechuza tiene un régimen sensiblemente más generalista que el del Buho Chico (Veiga, 1980), siendo por consiguiente esperables las diferencias registradas en los respectivos modelos de afincamiento (véase Lack, 1954; Lundberg, 1979; entre otros).

Se ha sugerido (Amat y Soriguer, 1981) que el abandono de una determinada área por parte del Buho Chico estaría promovida por una reducción de la disponibilidad de presas, consecuencia en buena medida de la reiterada presión del predador sobre una misma zona de caza. Esta argumentación es difícilmente sostenible desde el momento en que la respuesta migradora - o al menos el desplazamiento local - constituye un modelo de comportamiento generalizado en toda su área de distribución (Hagen, 1965; Smeenk, 1972; Araújo *et al.*, 1974; Lundberg, 1979), en tanto la influencia de la predación no tiene normalmente la entidad suficiente para determinar la regresión de una población de micromamíferos (véase Lockie, 1955; Blondel, 1967). Podría pensarse que el abandono de las localidades de nidificación, que acontece en pleno verano, estaría cau-

sado por la presencia en este periodo anual de un mínimo en la disponibilidad trófica acaso propiciado por la actuación limitante de los factores ombrotérmicos. Sin embargo, al menos en años en los que el alimento es aparentemente abundante, el Buho Chico puede prolongar considerablemente su periodo reproductor de manera que la ceba de los pollos tiene lugar en el supuestamente adverso intervalo estacional (datos propios no publicados). Esto se consigue merced a la ampliación del nicho alimentario, circunstancia que como ya habíamos mencionado no es habitual en un especialista y que sugiere que el grado de disponibilidad trófica local no permite por sí solo explicar los movimientos de la estrígida. Es probable que la asincronía de los ciclos de abundancia estacional de las diferentes poblaciones de microroedores se haya erigido en el curso de la evolución como factor último (en el sentido dado al término por Murton y Westwood, 1977) determinante de la estrategia migradora de esta estrigiforme. En este sentido, parece apuntarse en las áreas mediterráneas una tendencia a un comportamiento menos nomádico presumiblemente asociado a una mayor estabilidad en la composición estacional de la comunidad de microroedores. Parece la tónica general en nuestras latitudes que determinadas áreas, más o menos amplias, alberguen a los buhos durante todo el año (Corral et al., 1979; Cortés, com. pers.; datos propios), al menos cuando la disponibilidad de alimento no actúa de forma seriamente limitativa (véase más adelante). Es ilustrativo el hecho de que en estas localidades de ocupación continuada exista un lapso de tiempo, entre el final del periodo de afincamiento territorial y la formación de las agregaciones de otoño-invierno, en el que los buhos desaparecen por completo (Cortés, com. pers. y datos propios) (véase la figura 11). Esta dispersión momentánea podría ser independiente del grado de abundancia de los recursos tróficos y permitiría el encuentro de los individuos de una amplia región para formar grupos de caza,



estrategia ecológica más adecuada que el territorialismo para la explotación de las escasas áreas que durante el otoño y el invierno mantienen un nivel aceptable de alimento disponible (véase Ward y Zahavi, 1973). Por consiguiente dichos movimientos dispersivos de la población tendrían el mismo significado dentro del ciclo anual que las maniobras de atracción a un dormitorio o punto de reunión comunal tienen en un ciclo diario (véase Zahavi, 1971).

Los rasgos más sobresalientes de la cronología reproductora y del patrón de variación intraanual de la dieta de Falco tinnunculus permiten, por comparación con los de las dos rapaces a las que acabamos de referirnos, hacer algunas consideraciones sobre la influencia del ciclo estacional mediterráneo en la ecología de rapaces diurnas y nocturnas. Resalta sobre todo el hecho de que el periodo de ceba de los pollos en el caso del falcónido se sitúa precisamente en la época del año más desfavorable para las dos estrigiformes en litigio. La explicación es fácil si consideramos que durante el verano la marcada actividad de los reptiles, la presencia de jóvenes volantes de un elevado número de especies y la gran abundancia de insectos determinan un pico de disponibilidad de alimento para un predador que como el Cernícalo Vulgar sea capaz de explotar rentablemente este abanico de recursos. No obstante, la problemática derivada de la necesidad de cebar a los pollos con presas grandes para mantener un balance energético adecuado, hecho al que ya nos hemos referido y que se estudiará con detalle en el capítulo siguiente, debe actuar en estrecha conexión con el nivel de abundancia de alimento en la determinación del momento óptimo para dicha ceba.

La accesibilidad de los micromamíferos para Falco tinnunculus debe ser reducida a causa de la ya comentada actividad casi estrictamente nocturna de este grupo-presa y de hecho, como más adelante veremos, no desempeñan un papel preponderante en su dieta durante

la nidificación. Sin embargo, considerando el año completo su importancia es considerable y su disponibilidad influye decisivamente en la densidad y estructuración espacial de la población del predador durante el periodo anual no reproductor. Particularmente en otoño-invierno se registran agregaciones de individuos en áreas que a grandes rasgos coinciden con las utilizadas por los Buhos Chicos, aunque el número de individuos que se reúnen no es tan alto. No obstante, el patrón de invernada generalizado viene definido por individuos solitarios afincados territorialmente.

Aunque veremos después el hecho con más detalle, mencionaremos aquí que la deserción de los grupos de cernícalos de una determinada área de invernada, como consecuencia de ciclos de abundancia de microtinos, se produce con retraso respecto a lo observado en Asio otus, sin duda a causa de la capacidad de Falco tinnunculus para explotar fuentes nutricias alternativas. De cualquier forma, un cierto nivel de abundancia de pequeños mamíferos parece necesario para el mantenimiento de agregaciones otoño-invernales. Por debajo de un cierto valor umbral, los efectivos de invernantes parecen disminuir y además el patrón de afincamiento se caracteriza entonces por la presencia exclusiva de individuos que defienden un territorio. Este doble patrón de invernada ha sido mencionado por Cavé (1968) en Holanda, sugiriendo también este autor que las agrupaciones de cernícalos estaban determinadas por una alta abundancia de microtinos.

#### 4.4. INFLUENCIA DE LA CEBADA DE LOS POLLOS EN LA ECOLOGÍA ALIMENTARIA DE FALCO TINNUNCULUS

En el capítulo precedente hacíamos alusión al posible efecto del incremento de requerimientos energéticos de una pareja reproductora, como consecuencia del nacimiento y desarrollo de los pollos, sobre la composición de su dieta. Discutiremos ahora este hecho

con más detenimiento en base a los resultados obtenidos en el estudio de varios aspectos de esta problemática en Falco tinnunculus.

#### 4.4.1. Dieta del padre y del pollo durante el periodo de ceba

A lo largo de la estancia de los pollos en el nido hemos tratado de caracterizar el espectro de presas aportadas al nido y sus proporciones relativas, con la mayor precisión que nuestra disponibilidad de medios nos permitía. Para ello se identificaron cuantos residuos alimentarios fueron encontrados en los nidos. No obstante y como este procedimiento raramente permitía la detección de elementos-presa de reducido tamaño, hemos utilizado una técnica adicional consistente en forzar la regurgitación del contenido del buche de los pollos (véase Valverde, 1967). En diferentes ocasiones hemos procedido a colocar una ligadura cervical a los pollos con el fin de incrementar el registro de presas por este sistema. Por otro lado, se han completado más de 40 horas de observación directa de nidos desde "hide" con objeto de testificar la eficiencia de los procedimientos comentados. Además, a lo largo del periodo de estancia en el nido de los pollos, se han recogido egagrópilas regurgitadas por los adultos en los posaderos que regularmente utilizan durante esta fase de la reproducción, con el fin de confrontar los espectros alimentarios de ambas clases de edad (tabla 8). La distribución de frecuencias de los tipos-presa consumidos por los cernícalos adultos difiere significativamente de la de aquellos que son aportados a los pollos, ya se definan dichos tipos según un criterio ponderal ( $P < 0.001$ ; test t) o taxonómico ( $P < 0.001$ ; test  $\chi^2$ ).

Más del 80% de las presas ingeridas por los adultos no alcanzan los 2 gramos de peso, en tanto más del 90% de las aportadas al nido superan esta cifra (figura 17). Si además tenemos en cuenta que la baja frecuencia de aparición en la dieta del adulto de las

pertenecientes a la primera de ambas categorías ponderales es en buena medida consecuencia de la ingestión parcial de algunos de los vertebrados ofrecidos a los pollos, habrá que concluir resaltando la bajísima superposición existente entre el espectro de pesos-presa que el adulto selecciona para su propia nutrición y el que adopta para cebar a su descendencia. Varios autores se han referido al hecho de que el tamaño de las presas seleccionadas por los adultos para sus pollos es significativamente mayor que las ingeridas por los primeros (Lind, 1965; Royama, 1966; Davies, 1977; Tinbergen, 1981). La explicación del hecho se ha dado siempre en base a una optimización económica desde el momento en que todas las especies que han servido de testigos, al igual que nuestro predador, aportan las presas al nido de una en una como norma general; la razón energética de esta diversificación alimentaria es entonces evidente. Sin embargo, este principio de maximización calórica no explica por sí solo, al menos en estorninos (Sturnus vulgaris), el proceder del adulto en la selección de presa; parece que interviene también un componente de calidad nutricia que influye decisivamente en la supervivencia de los pollos (Tinbergen, 1981).

El peso promedio de las presas comidas por los adultos durante la ceba de los pollos no es diferente del seleccionado antes o después de concluido el periodo de nidificación (véase más atrás). Por otro lado, la diversidad trófica del pollo, tanto taxónica como ponderal, es muy superior a la del adulto (tabla 8). Estos hechos son indicativos de que la elevación del peso promedial de las presas y de los parámetros de diversidad alimentaria, que antes contemplábamos, durante los meses de junio y julio - meses que incluyen el periodo de estancia de los pollos en el nido - está básicamente determinada por la influencia de la ceba en el presupuesto energético familiar.

Desde un punto de vista taxonómico, el espectro alimentario de

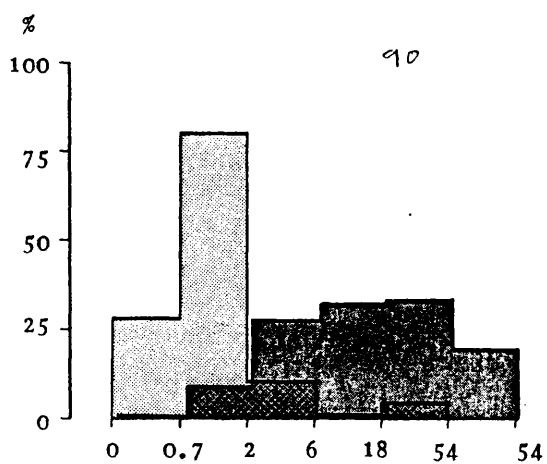


Figura 17: Distribución de frecuencias de presentación de categorías ponderales en la dieta del pollo (trama oscura) y del adulto (trama clara) durante el periodo de ceba.

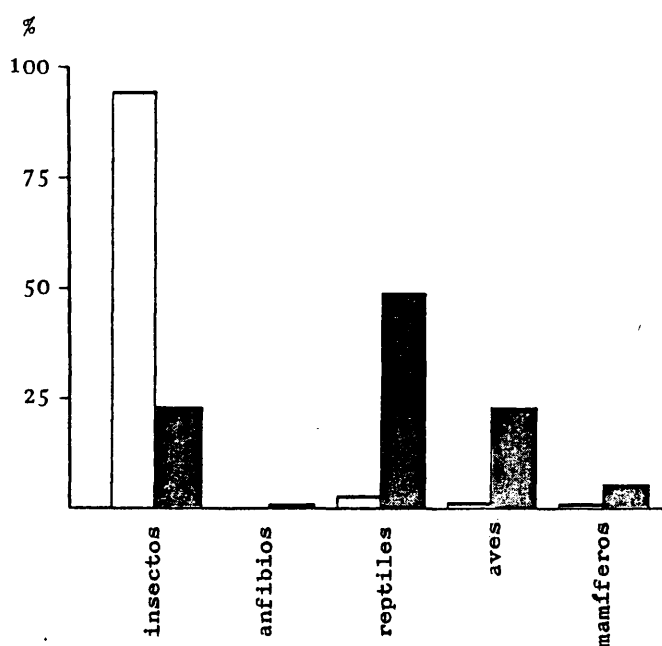


Figura 18: Distribución de frecuencias de presentación de los taxones considerados en la dieta del pollo (tramado) y del adulto durante el periodo de ceba.

TABLA 8

Caracterización de las dietas del adulto y del pollo de Falco tinunculus durante el periodo de ceba en función de categorías ponderales (izquierda) y taxónicas (derecha). Se expresan en cada caso los valores del peso promedio de la presa (PPP), la diversidad trófica ( $H'$ ) y la equitabilidad ( $H'/H'_{max.}$ ).

Categorías ponderales (gramos)	Adulto		Pollo		Adulto		Pollo	
0 - 0.7	87	22.25	1	0.97	87		1	
0.71 - 2	252	64.45	8	7.76	251		8	
2.1 - 6	32	8.18	23	22.33	32	94.64	15	22.85
6.1 - 18	5	1.27	27	26.21	1		0	
18.1 - 54	15	3.83	28	27.18	0	b	1	0.28
54	0	0	16	15.53	11	2.80	51	48.57
					5	1.27	24	22.85
Total	391		103		5	1.27	6	5.71
					0	0	6	5.71
	PPP= 2.79		PPP= 31.14					
	$H' = 1.002$		$H' = 1.572$					
	$H'/H'_{max.} = 0.559$		$H'/H'_{max.} = 0.877$		$H' = 0.263$		$H' = 1.188$	
								$H'/H'_{max.} = 0.189$
								$H'/H'_{max.} = 0.857$
					Total		112	

los adultos se compone en más de un 90% de insectos, porcentaje habitual fuera del periodo de nidificación, en tanto la dieta del pollo está basada en los vertebrados, fundamentalmente reptiles y aves, que suponen más del 75% de las presas consumidas (figura 18).

#### 4.4.2. Cambios en la selección de presa

Nos referiremos a selección de presa como a una elección entre diferentes tipos dentro del intervalo general de predación; es decir, el predador estaría seleccionando activamente un tipo dado si su nivel de presencia en la dieta fuese significativamente diferente de lo esperado de acuerdo con su abundancia relativa en el campo (véase Calderón y Collado, 1976; Ogden et al., 1976; Franco y Andrada, 1977).

Hemos utilizado los datos procedentes del análisis de egagrópi-las de Cigüeña Blanca (Ciconia ciconia) (Lázaro, no publicado) como indicativos de la abundancia relativa de los diferentes taxones y categorías ponderales en el campo asumiendo una débil selectividad de la ciconíida al efectuar las capturas. El eclecticismo alimentario que caracteriza a la especie (Schüz, 1938) armoniza con esta asunción. No obstante, una preferencia de hábitat de caza, posiblemente en función de la abundancia de alimento, es clara en el área testigo que hemos seleccionado para el estudio de este aspecto de la ecología de Falco tinnunculus; una buena parte de la población del falcónido caza regularmente en dicho hábitat. Cualquier método de muestreo directo considerando la heterogeneidad de las poblaciones animales implicadas conllevaría importantes errores de apreciación derivados de obvias dificultades metodológicas. El procedimiento seguido en este trabajo tiene la ventaja de que el área cubierta por el "muestreo" es muy extensa, ya que las egagrópilas de Cigüeña analizadas provienen de diferentes individuos que cubren grandes superficies de terreno en busca del alimento.

El análisis de la dieta de la Cigüeña evidentemente proporciona cierta aproximación a la disponibilidad de presas más que a la abundancia relativa de los diferentes tipos establecidos. Puesto que la disponibilidad no es un parámetro absoluto sino relativo a un consumidor determinado, hemos excluido de los análisis algunos grupos ecológicos inaccesibles para el Cernícalo Vulgar (coleópteros subacuáticos, larvas endógenas, etc.). Por otro lado, la afinidad cualitativa entre los espectros alimentarios de ambas especies permite suponer una no seria interferencia de la aludida relatividad del parámetro en lo concerniente a la comparación de las dietas respectivas.

Algunas desviaciones predecibles del esquema de abundancia relativa de los tipos-presa considerados, obtenido por el procedimiento referido, deben ser comentadas: las presas que poseen una acusada movilidad y subsiguiente facilidad para la huida seguramente aparecen infravaloradas con respecto a las que no presentan esta dificultad para su captura. Asimismo, parece existir un umbral de tamaño de la presa para el desencadenamiento de la conducta de ataque, determinante de que un cierto intervalo de valores no esté representado en la dieta de la Cigüeña. Sin embargo, esta última circunstancia no tiene a nuestro juicio una influencia importante sobre los resultados, ya que el intervalo de tamaños-presa (de nuevo medido sobre una escala de peso) abarcado por esta especie incluye casi por completo al correspondiente de Falco tinnunculus; parece que sólo los elementos-presa con un peso superior a 100 gramos, aproximadamente, son infraseleccionados por la zancuda. Además, debe tenerse en mente que no hemos tratado de llegar a una definición precisa de los rasgos definitorios de la selección de presa; de hecho la metodología comentada únicamente capacita al investigador para obtener una visión general de la disponibilidad relativa de un determinado fragmento del espectro de presas potencia



les existentes en el campo, y, por consiguiente, en este contexto deben ser contemplados y elaborados los resultados obtenidos.

Los datos de alimentación de Cigüeña han sido distribuidos en dos periodos de tiempo - el primero incluye abril y mayo y el segundo el mes de junio - para su confrontación con los correspondientes a Falco tinnunculus. Para cuantificar el grado de selectividad de los diferentes tipos-presa establecidos hemos utilizado el índice de Ivlev (en Ogden et al., 1976):

$$E = r - p / r + p$$

donde  $r$  es la frecuencia de captura de un tipo-presa dado y  $p$  es la disponibilidad relativa del mismo en el campo, medida como proporción de aparición en la dieta de Ciconia ciconia. Los valores de  $E$  varían entre +1 y -1; las cifras positivas indican que la frecuencia de captura por el predador en cuestión es mayor que la disponibilidad relativa del tipo-presa considerado y las negativas, el hecho opuesto.

Sóamente los vertebrados, grillofálpidos y algunos coleópteros (Scarabaeidae) son activamente seleccionados por el falcónido en los dos intervalos temporales considerados. Los grillos son seleccionados, aunque con débil intensidad, en abril-mayo, pero no en junio. Los restantes taxones-presa, representados conjuntamente en la figura 19, son infraseleccionados en todo momento. En cuanto a las categorías ponderales, parece clara la selectividad de aquellas que de forma general superan los 0.5 gramos. No obstante, el modelo de selección es diferente en cada uno de los periodos temporales considerados (figura 20). El peso medio de las presas capturadas es en ambos significativamente más alto que el disponible en el campo ( $P < 0.001$ ; test de Kolmogorov-Smirnov). El aumento del valor de este parámetro desde abril-mayo a junio es significativo

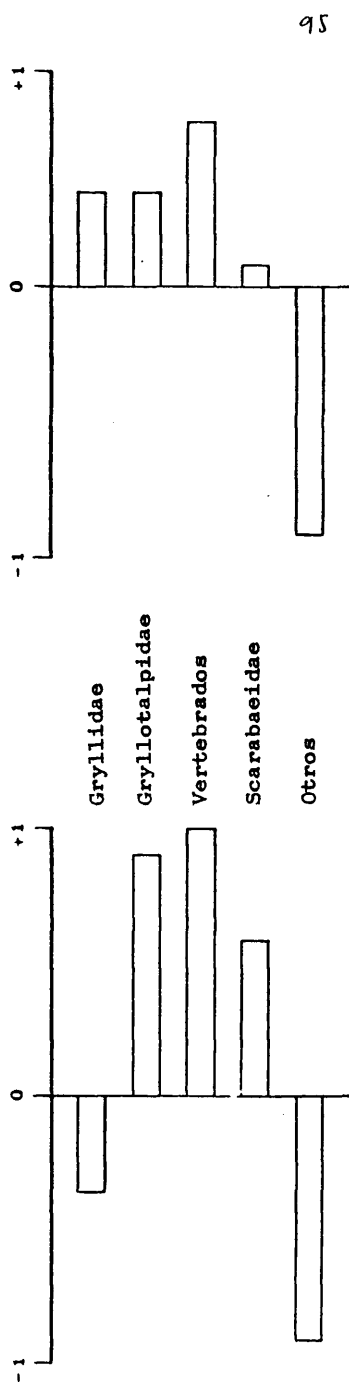


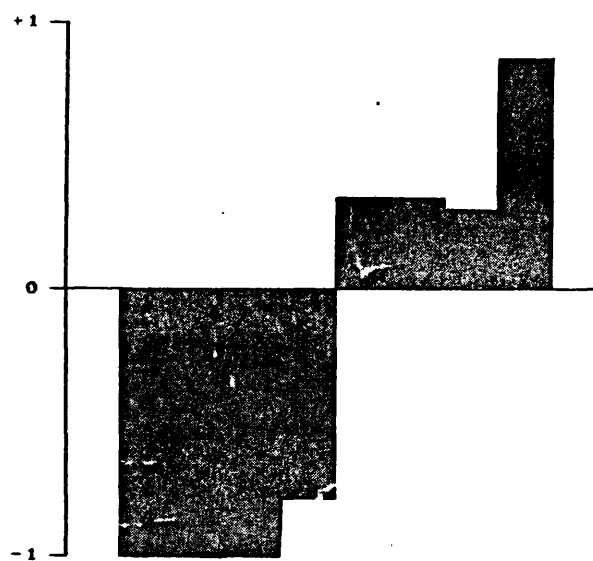
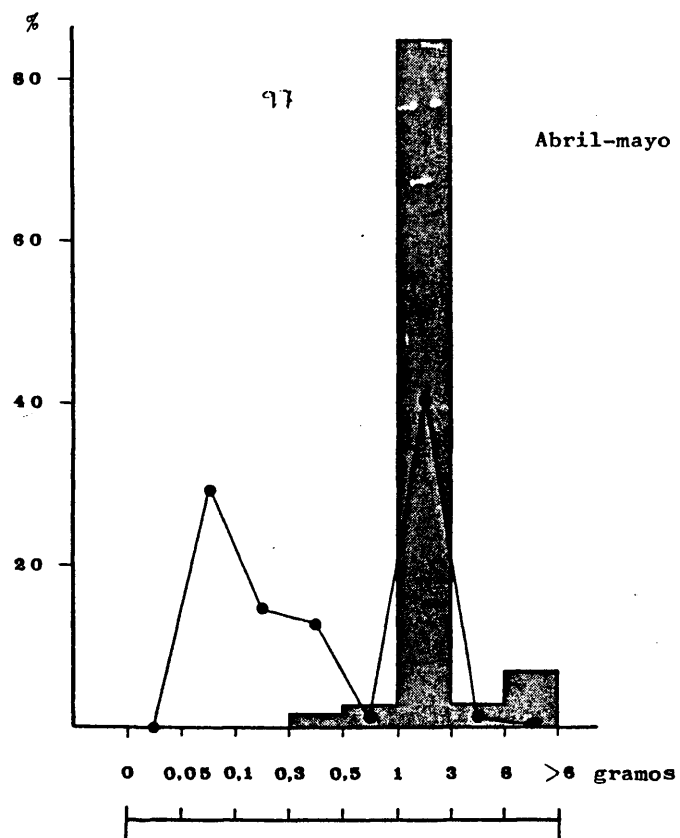
Figura 19: Valores del índice de selectividad en Falco tinnunculus en los periodos abril-mayo (derecha) y junio (izquierda) para los diferentes taxones considerados. Véase el texto.

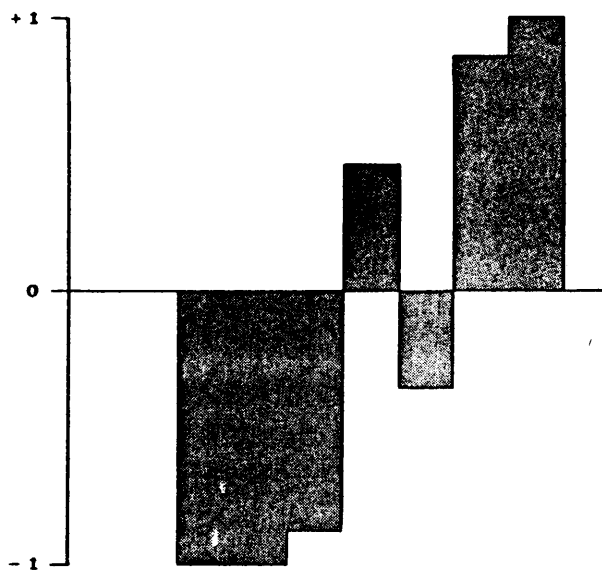
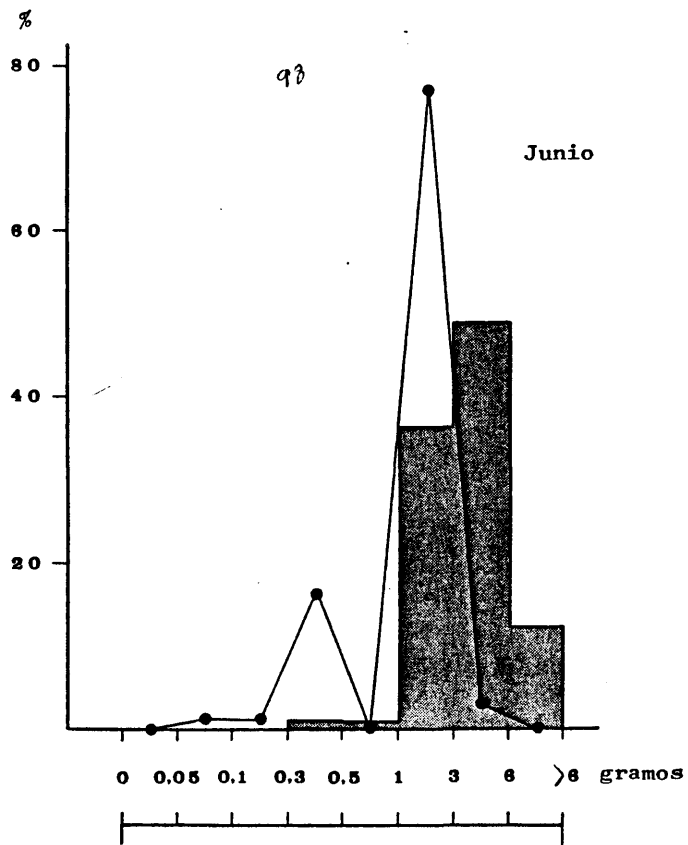
Figura 20:

Parte superior de la escala de pesos: Distribución de frecuencias de presentación de las categorías ponderales establecidas en las dietas de Ciconia ciconia (puntos) y Falco tinnunculus (histograma).

Parte inferior de la escala de pesos: Valores del índice de selectividad para cada una de las categorías consideradas. Véase el texto.

(Véanse las dos páginas siguientes).





tanto en Falco tinnunculus como en Ciconia Ciconia; sin embargo, mientras en esta última especie el incremento es de un 50%, en el caso del falcónido se supera la cifra del 100%, lo que sugiere una creciente preferencia de la rapaz por presas más pesadas. El mantenimiento de la selectividad de elementos-presa entre 0.5 y 1 gramo de peso en el mes de junio (figura 20), hecho que parece irreconciliable con la argumentación precedente, se debe seguramente a que esta categoría ponderal incluye casi exclusivamente grandes escarabeidos coprófagos; las razones para la selección positiva de este grupo de coleópteros a lo largo de todo el intervalo anual considerado (véase la figura 19) parecen estar en la distribución contagiosa de los individuos que forman parte del mismo, hecho que permitiría a la rapaz la realización de múltiples capturas una vez localizado un punto de concentración. Sin embargo no hay que descartar la posibilidad de que los resultados traduzcan una selección negativa de este grupo-presa por parte de Ciconia ciconia, ya que su particular método de caza le haría más difícil que al falcónido el descubrimiento de dichos puntos.

Es interesante reseñar que mientras la elevación de la diversidad trófica de Falco tinnunculus desde abril-mayo a junio sugiere una disminución de la disponibilidad de alimento a lo largo de dicho periodo según los postulados a los que anteriormente hacíamos referencia, la intensificación de la selectividad de presas paralela a dicha elevación es indicativa, según esos mismos postulados, del hecho opuesto. El aumento de los requerimientos energéticos de la población de cernícalos en el periodo referido como consecuencia de la ceba de los pollos viene en apoyo de la segunda alternativa si se acepta la línea argumental que desde los años 50 establece una estrecha asociación entre el momento en que ésta tiene lugar y la máxima disponibilidad alimentaria anual (véase por ejemplo Lack, 1950; Thomson, 1950). Consiguientemente, el patrón que

caracteriza la selección de presa es en nuestra opinión un mejor indicador del nivel de abundancia de alimento que la diversidad trófica, parámetro este último cuyos valores dependen en gran medida de los criterios adoptados al establecer las categorías para su cómputo.

#### 4.4.3. Variación de la diversidad trófica y del peso promedial de la presa con la edad y el número de la pollada

La variación de los requerimientos energéticos con la edad del pollo (véase el capítulo 5) debe repercutir de alguna forma sobre la selección de presa llevada a cabo por los adultos. Para tratar de averiguar algo sobre el particular hemos empezado por caracterizar el patrón de variación de los parámetros tróficos que hemos venido hasta ahora considerando. A este fin, se dividió el tiempo de estancia de los pollos en el nido (aproximadamente 30 días) en cinco periodos, en cada uno de los cuales se determinó el espectro de presas aportadas por los padres, la diversidad trófica, taxónica y ponderal, y el peso promedial de las capturas. Los resultados se presentan en la tabla 9, en la que se dan además los valores de los parámetros aludidos durante los periodos de incubación y preincubación.

Assumiendo que los requerimientos energéticos actúan como variable independiente y considerando que su correlación con los parámetros tróficos definidos dista mucho de ser perfecta, aunque en dos casos es significativa (véase la tabla 10 y la figura 21), se puede presumir la operatividad de al menos un segundo factor causal en las tendencias alimentarias observadas. Supusimos que el grado de ligazón de la hembra al nido, dependiendo del estadio en que se halle el discurrir de la nidificación, y que influye de forma capital en el tiempo total de caza empleado diariamente por la pareja, debía actuar en combinación con la variación de los requeri-

TABLA 9

Números absolutos (n) y porcentajes de los diferentes grupos-presa, calculados en función de categorías ponderales y taxónicas, en los periodos considerados: PI, preincubación; I, incubación; 1 a 5, periodos de crecimiento del pollo (véase texto). Se expresan además los valores del peso promedio de la presa (PPP), diversidad trófica ( $H'$ ) y equitabilidad ( $H'/H'_{max}$ ).

	PI	I		1		2		3		4		5	
		n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
0 - 2 gramos		43	38.05	2	10.0	3	13.63	2	10.0	3	15.78	3	11.11
2.1 - 6 "		55	48.67	4	20.0	5	22.72	11	55.0	5	26.31	3	11.11
6.1 - 18 "		5	4.42	9	45.0	11	50.0	3	15.0	5	26.31	6	22.22
18.1 - 54 "		10	8.84	4	20.0	3	13.63	4	20	1	5.26	4	14.81
54 "		0	0.00	1	5.0	0	0.00	0	0.00	5	26.31	11	40.74
		113		20		22		20		19		27	
PPP	2.79	6.35		19.35		12.38		11.75		28.55		53.0	
$H'$	0.508	1.070		1.383		1.226		1.165		1.500		1.471	
$H'/H'_{max}$	0.315	0.665		0.859		0.761		0.724		0.932		0.914	



TABLA 9 (Cont.)

PI	I		1		2		3		4		5	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Coleópteros	3	2.63	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	5.0	0	0.0
Ortópteros	94	82.45	5	25.0	6	27.27	7	35.0	5	25.0	6	22.22
Reptiles	5	4.38	8	40.0	11	50.0	12	60.0	7	35.0	12	44.44
Aves	0	0.0	5	25.0	3	13.63	0	0.0	7	35.0	8	29.62
Mamíferos	12	10.52	2	10.0	2	9.09	1	5.0	0	0.0	1	3.70
	114		20		22		20		20		27	
H <sup>1</sup>	0.778	0.628	1.289		1.190		0.823		1.231		1.177	
H <sup>1</sup> /H <sup>1m</sup>	0.483	0.390	0.801		0.739		0.511		0.765		0.731	

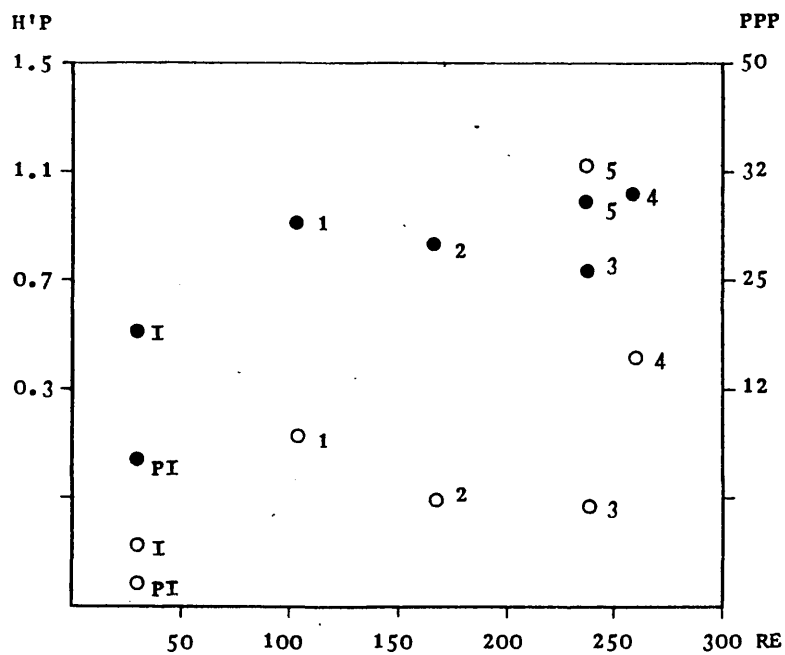


Figura 21: Correlación de los requerimientos energéticos (RE) con el peso medio de la presa (PPP, puntos blancos) y con la diversidad trófica ponderal. (H'P, puntos negros). Los requerimientos energéticos se expresan como gramos día para dos adultos y una pollada de cuatro individuos. PI: fase de preincubación; I: incubación; 1 a 5: periodos de crecimiento del pollo (véase el texto)



ARCHIVO

mientos energéticos familiares sobre la configuración del modelo de selección de presa.

En la figura 22 hemos representado la variación de los requerimientos energéticos desde inmediatamente antes de ser iniciada la incubación hasta el abandono del nido por los pollos. Asimismo se muestran la variación del tiempo relativo de actividad de la pareja (deducido del tiempo diario que la hembra permanece en el nido, según observaciones efectuadas desde "hide") y la de los parámetros tróficos manejados en este apartado. Resulta llamativa la variación paralela de dichos parámetros. No obstante, el culmen de diversidad trófica y de tamaño promedial de la presa que se produce en las fases de incubación y periodo 1 de crecimiento del pollo determina que sus respectivos valores, representados frente a los de los requerimientos energéticos, no se ajusten de forma clara a una recta de regresión (figura 21). Esta situación contrasta con la referida por Royama (1966) en páridos, en los que el tamaño medio de las presas capturadas para cebar a los pollos estaba estrechamente asociado a los requerimientos energéticos. La casi nula actividad cazadora de la hembra de Falco tinnunculus durante los dos periodos aludidos determina que todo el esfuerzo de la caza recaiga en el macho, el cual deberá además transportar una buena parte de las capturas al nido. La elevación del peso medio de las presas seleccionadas tendría entonces la explicación dada anteriormente al referirnos a las diferencias de dieta entre el pollo y el adulto. El incremento de la diversidad trófica estaría de acuerdo con el argumento sostenido por Schoener (1971) de que la ceba de la descendencia tiene el mismo efecto para el predador que una reducción de la disponibilidad de presas y subsiguientemente debe incidir sobre el grado de especialización alimentaria. El inicio de la actividad cazadora de la hembra durante el periodo 2 de crecimiento de los pollos y su intensificación progresiva determina una

TABLA 10

Matriz de correlación entre los parámetros considerados en el estudio de la variación temporal de la dieta de Falco tinnunculus en el periodo reproductor; véase el texto. ( P 0.05; P 0.01; test de Spearman, una cola)

---

	RE	PPP	H'T	H'P
RE	1			
PPP	0.727	1		
H'T	0.563	0.821	1	
H'P	0.800	0.964	0.857	1

---

TABLA 11

Matriz de correlación entre los parámetros considerados en el estudio de la variación entre polladas de la alimentación en F. tinnunculus; véase el texto. (clave de símbolos como en la figura 10)

---

	RE	PPP	H'P
RE	1		
PPP	0.332	1	
H'P	0.587	0.713	1

---

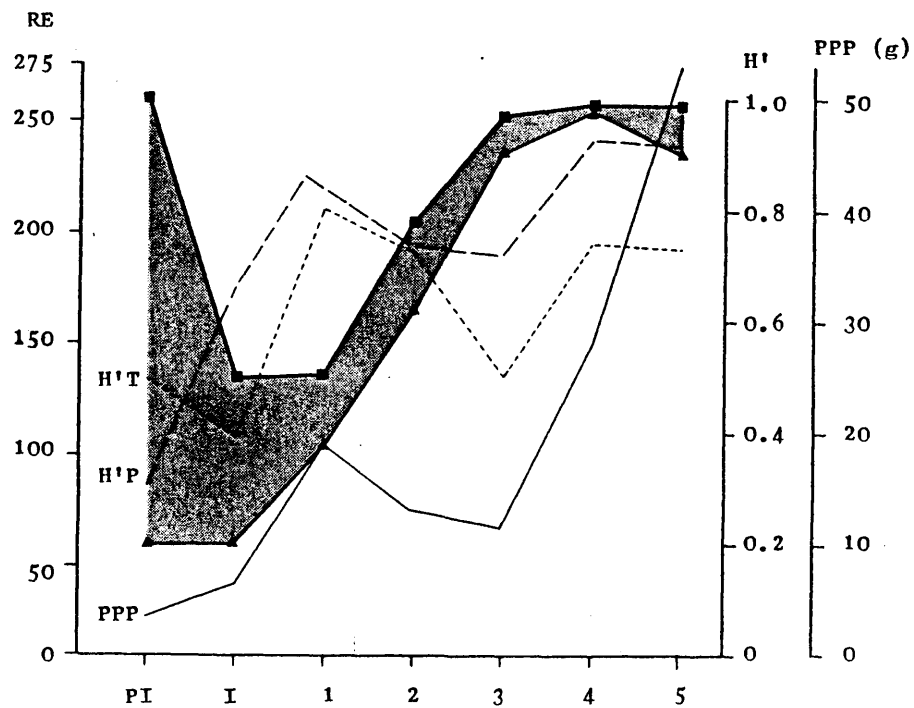


Figura 22: Variación temporal de los parámetros tróficos considerados durante el periodo de reproducción. ■ Tiempo relativo de actividad diaria de la pareja ▲ requerimientos energéticos familiares, expresados como en la figura 21. Intervalos temporales como en la figura 21. El área tramada representa de forma semi-cuantificada la variación relativa de la eficiencia de caza de los adultos de acuerdo a la demanda energética familiar; una cuantificación precisa requeriría el conocimiento de la función que liga a los dos parámetros implicados.

aproximación momentánea de los parámetros tróficos a los valores iniciales (periodo de preincubación). El techo de actividad se alcanza ya en el periodo 3 en tanto los requerimientos energéticos siguen elevándose; se nota entonces una nueva subida de los valores de los susodichos parámetros. La reducción de los requerimientos energéticos en la última fase de desarrollo del pollo parece incidir, según lo que cabría esperar, en una ligera disminución de la diversidad trófica; el peso promedial de la presa experimenta sin embargo en este periodo una acusada elevación.

La posible influencia de la variación de los requerimientos energéticos medios diarios sobre la alimentación, variación que estaría fundamentalmente determinada por el tamaño de la pollada, se testificó por un procedimiento diferente. Una vez concluida la reproducción se recogieron todos los restos de presas y egagrópilas acumulados en el nido. Los elementos identificables se incluyeron en cuatro categorías ponderales en base a las cuales se calculó la diversidad trófica y el peso promedial de la presa. Los requerimientos energéticos diarios medios se determinaron en base al número total de pollos presentes en cada periodo de crecimiento (es decir, se tuvo en cuenta la mortalidad) y a la cantidad de alimento consumido durante los mismos (véase el capítulo 5). No se ha calculado la diversidad trófica taxónica, ya que la marcada variación interanual de la composición de la dieta en lo que concierne a las frecuencias de captura de las diferentes Clases de vertebrados, condicionaba seriamente los valores del parámetro desde el momento en que las polladas testigo fueron controladas en años sucesivos.

Los niveles de correlación entre los diferentes parámetros considerados (tabla 11) sugieren que los requerimientos energéticos medios diarios, como expresión del efecto del tamaño de pollada en el presupuesto energético de la rapaz, condiciona una ampliación de la gama de pesos-presa depredada. A su vez esta generalización

alimentaria incide en una elevación del peso promedial de las capturas efectuadas. La falta de significación de la correlación entre este último parámetro y los requerimientos energéticos podría deberse a un relativamente bajo número de muestra o ser consecuencia de la actuación de factores no analizados en las conexiones causa-efecto descritas entre dichos parámetros.

#### 4.4.4. Discusión

El reducido aporte energético de los elementos-presa incluidos en la Clase insectos sólo justifica su captura por un predador del tamaño de Falco tinnunculus cuando la dispensa energética para su asimilación (que incluye tiempo de búsqueda, persecución y manipulación de la presa; véase Schoener, 1971) es lo suficientemente baja para que el cociente E/T sea superior al de otros con una biomasa individual superior. Es claro que la abundancia de los insectos en los climas mediterráneos actúa básicamente disminuyendo el tiempo de búsqueda por unidad de presa, hecho que incide en una mayor rentabilidad de este grupo-presa en nuestros ecosistemas que en los de latitudes más altas. No obstante y de acuerdo con Rapport (1980), no parece factible que sea sólo la abundancia del grupo o grupos con los más altos valores de E/T la que decide la composición de la dieta óptima, sino el efecto sinérgico de múltiples especies-presa sobre el comportamiento de selección del predador.

La larga distancia que normalmente separa los puntos de captura y consumo subsiguiente de la presa durante el periodo de ceba de la hembra y de los pollos no volanderos, ejerce una influencia trascendental en la configuración del modelo óptimo de dieta. El transporte al nido eleva la dispensa energética por unidad de presa y altera el balance E/T que determinaba el patrón de selección del alimento antes de haberse iniciado la nidificación. En nuestra área de estudio, la escasez de puntos apropiados para la instala-

ción de parejas reproductoras determina que las áreas óptimas de alimentación puedan estar muy distantes del nido y coadluya por ello a intensificar el efecto de alteración del balance energético de las capturas, al que nos acabamos de referir. Por otro lado, las presas por encima de un cierto peso, con un elevado tiempo de manipulación y un costo asociado por riesgo de daño al predador (véase Schoener, 1971), incrementarían en las antedichas circunstancias su cociente E/T desde el momento en que toda o gran parte de su biomasa asimilable puede ser aprovechada; en ausencia de ce-ba del consorte o de los pollos, el excedente con respecto a la máxima capacidad de ingestión del predador sería desperdiciado, es decir, el valor del numerador no vendría determinado por la biomasa real de la presa, sino por la porción de la misma que pudiera ser ingerida.

Es decir, la situación de compromiso creada por la ce-ba de los pollos propicia una marcada elevación de la diversidad trófica y una preferencia por presas más pesadas. -lo mismo ha observado Osborne (1981) en Falco chicquera -. La tendencia hacia una mayor es-tenofagia y un inferior tamaño de las capturas conforme las nece-sidades energéticas son más bajas supone que el ajuste de la acti-vidad depredadora a estas necesidades se rige, tanto globalmente como en cada instante puntual de la reproducción, por los mecanis-mos antes señalados de especialización-generalización alimentaria y selección del tamaño de la presa. De forma más precisa, un valor creciente de requerimientos energéticos por tiempo eficaz de caza, como consecuencia de los efectos aditivos del desarrollo de los po-llos y del tamaño de la pollada, conduce como norma general a una preferencia por presas cada vez más pesadas. No obstante, las pre-sas pequeñas siguen formando una buena parte de la dieta incluso en el periodo en que el consumo de alimento por el conjunto fami-liar es más alto, pero esto parece consecuencia de su elevadísima



densidad, ya que no son activamente seleccionadas. Como consecuencia de estas tendencias alimentarias, la diversidad trófica es tanto más alta cuanto mayores el desnivel entre las calorías totales necesitadas y el tiempo disponible para obtenerlas. Presumiblemente entonces y dada la estabilidad del espectro del adulto con respecto a las categorías ponderales establecidas, el grado de superposición entre éste y el del pollo estará directamente vinculado al presupuesto energético familiar. De forma más precisa, la gama de presas aportadas a los pollos será tanto más parecida a la seleccionada por el adulto para su propia alimentación cuanto más bajo sea este presupuesto.

La generalización de la dieta conforme se incrementa la demanda energética al crecer los pollos o elevarse el número de los mismos es un hecho opuesto al registrado en Sturnus vulgaris (Tinbergen, 1981). Si esta tendencia se mantiene más allá del tamaño máximo de pollada que hemos registrado, cosa que parece presumible, podremos afirmar que el aumento de la mortalidad como consecuencia de una dieta excesivamente monótona determinada por la necesidad de alimentar a una descendencia numerosa, circunstancia también registrada en Sturnus vulgaris (Tinbergen, op. cit.), no operará como mecanismo limitante en Falco tinnunculus.

La marcada elevación del peso promedial de la presa en la fase final del crecimiento de los pollos (periodo 5), en la que el descenso de los requerimientos energéticos medios diarios sugiere la tendencia opuesta, acaso está propiciada por una severa reducción de la densidad de presas por efecto de la predación del falcónido. La escasez de puntos de nidificación adecuados determina como norma general que las áreas limítrofes de los territorios de caza de una pareja reproductora no sean explotados por conespecíficos. Consiguientemente, conforme discurre el periodo de nidificación se debe ir acentuando una desigual abundancia de presas dentro

y fuera de los límites trasegados por dicha pareja (Krebs et al., 1974; Wiens, 1976). El compromiso entre cazar en parcelas mermadas cercanas al nido o hacerlo en otras más alejadas pero con mayor densidad de presas, con el esfuerzo adicional que supone su transporte a través de distancias más largas, parece una consecuencia inevitable del hecho comentado. La disminución de la frecuencia de observación de individuos adultos en las proximidades del nido a medida que se desarrollan los pollos, aunque no ha sido convenientemente cuantificada, nos sugiere un progresivo alejamiento de los mismos hacia puntos inicialmente no alcanzados en las expediciones de caza. La selección de elementos-presa con un peso inusual para esta pequeña rapaz constituye la solución generalizada de la situación compromisaria comentada y cuyo fundamento energético resulta evidente. No obstante, si en las proximidades del nido se produce una elevación súbita de la disponibilidad de presas de bajo peso - normalmente determinada por explosiones demográficas de ortópteros-, incluso pollos casi volanderos son cebados con ellas. Se da además la circunstancia de que dos parejas que nidifican a muy poca distancia una de otra pueden estar cebando pollos de edad similar con dos bloques de presas de tamaños medios muy diferentes. Este hecho es indicativo de una independencia cazadora de las parejas reproductoras y, en contra de lo que pudiera sugerir el carácter insectívoro de Falco tinunculus en nuestro ecosistema (véase por ejemplo Lack, 1968), demuestra que las concentraciones de nidos no tienen un carácter colonial desde el momento en que este atributo poblacional está estrechamente asociado a la explotación conjunta ("flocking") de recursos alimenticios muy abundantes y distribuidos en parcelas dispersas (Lack, 1968; Murton, 1971; Lazarus, 1972; Wiens, 1976).

La rápida dispersión familiar, casi inmediata a los primeros vuelos de los jóvenes, coadyuva en cierta medida al sostenimiento de la opinión antes apuntada de que la presión predadora ejercida

por el falcónido tiene una marcada incidencia sobre la densidad de presas del área regularmente explotada. Esta afirmación contradice al argumento que esgrimíamos al referirnos al grado de incidencia de Asio otus sobre las poblaciones de sus presas principales. A nuestro juicio, son decisivas en el planteamiento de esta casuística las diferencias ecológicas entre las especies-presa que constituyen la base de la alimentación de sendos predadores durante la nidificación, consumidores primarios (microtinos) en un caso y secundarios básicamente (reptiles y aves) en otro; estos últimos con poblaciones en general más estables y menos numerosas que las de los primeros (Frochot, 1967) y con una tasa de renovación más baja, lo que sin duda les hace más sensibles a una predopresión prolongada.

#### 4.5. VARIACION INTERANUAL

##### 4.5.1. Los casos de Asio otus y Tyto alba

En la tabla 12 se presentan los porcentajes con que aparecen en la dieta de Asio otus las distintas especies y grupos-presa que la configuran, en cada uno de los años abarcados. Teniendo en cuenta la acusada variación estacional en el consumo por esta estrigiforme de las diferentes especies de microtinos que captura y que el material del que hemos dispuesto no siempre cubría el año completo, hemos incluido sólo las presas correspondientes al periodo primavera-verano a la hora de construir la figura 23, que expresa la variación interanual de la representación de dichas especies, en conjunto y por separado, en su dieta. Lo mismo se ha hecho para Tyto alba, aunque el número de años para los que disponíamos de datos es bastante más reducido; por otro lado el material proveniente de esta especie corresponde en su mayor parte al periodo otoño-invierno.



TABLA 12

Resultados del análisis de egagrópias de Asio otus expresados como número total de ejemplares de-terminados y porcentajes correspondientes.

	1974	1975	1977	1978	1979	1980	1981
<i>Neomys anomalus</i>	-	1 0.2	-	-	-	-	-
<i>Crocidura russula</i>	2 0.6	42 8.5	376 13.3	491 22.2	105 13.1	13 6.3	9 4.0
<i>Talpa caeca</i>	-	1 0.2	1 0.0	-	-	-	-
<i>Myotis blythi</i>	-	-	1 0.0	-	-	-	-
<i>Elomys quercinus</i>	-	2 0.4	4 0.1	1 0.0	1 0.1	-	1 0.4
<i>Pitymys lusitanicus</i>	152 47.6	169 33.3	422 14.9	460 20.8	428 53.4	99 48.0	147 64.7
<i>P. duodecimcostatus</i>	43 13.4	41 8.3	753 26.6	414 18.7	35 4.4	7 3.4	14 6.2
<i>Microtus arvalis</i>	89 27.9	77 15.6	733 25.9	513 23.2	14 1.7	13 6.3	18 7.9
<i>Microtus nivalis</i>	-	1 0.2	-	-	-	-	-
<i>Pitymys</i> sp.	-	-	144 5.1	116 5.2	63 7.9	11 5.3	5 2.2
<i>Microtinae</i> indets.	-	-	77 2.7	52 2.3	6 0.7	1 0.5	-
<i>Apodemus sylvaticus</i>	25 7.8	76 15.4	158 5.6	99 4.5	36 4.5	6 2.9	19 8.4
<i>Mus musculus</i>	2 0.6	27 5.5	12 0.4	4 0.2	9 1.1	-	1 0.4
Aves	6 1.9	56 11.3	101 3.6	47 2.1	48 6.0	49 23.8	13 5.7
<i>Lacertilia</i> indets.	-	-	1 0.0	-	-	-	-
Artrópodos	-	-	52 1.8	11 0.5	56 7.0	7 3.4	-
Totales	319	493	2835	2208	801	206	227

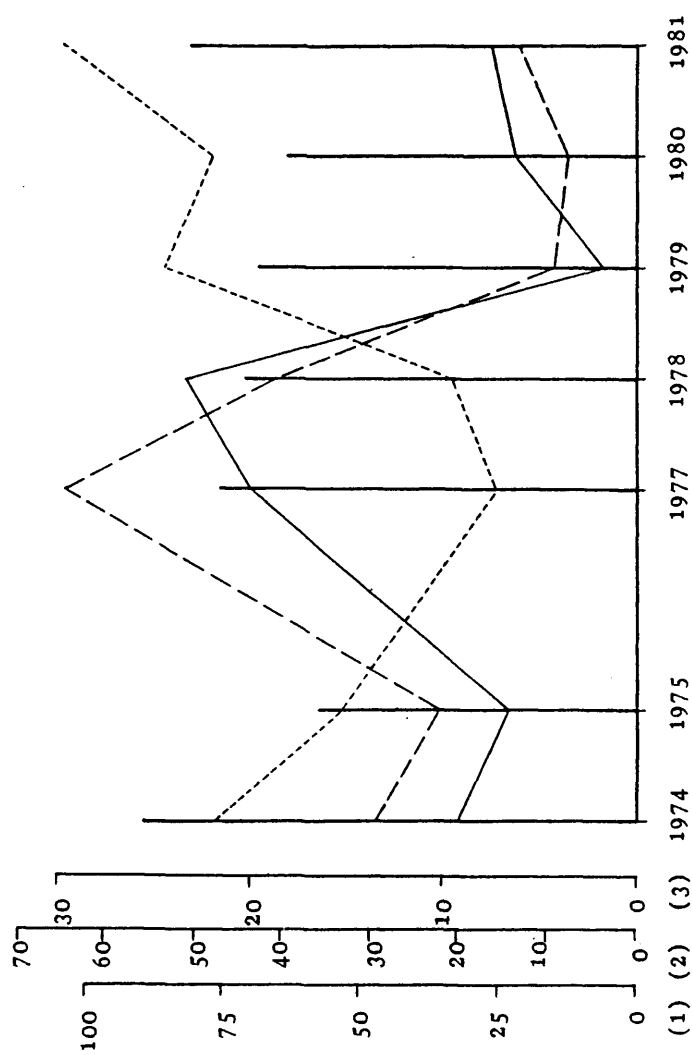


Figura 23: Variación interanual de los porcentajes de las especies y grupos-presa en la dieta de *Asio otus*. — *Microtus arvalis*, escala (1); - - - *Pitymys duodecimcostatus*, escala (1), - - - - *Pitymys lusitanicus*, escala (2); barras verticales: microtinae, escala 3.

Destaca la similitud del patrón de variación de Pitymys dnod-  
cimcostatus y Microtus arvalis en la dieta de Asio otus. Los resul-  
tados obtenidos en Tyto alba son, por lo que respecta a estas dos  
especies-presa, coincidentes desde un punto de vista cualitativo  
con los anteriores (figura 24). El desfase temporal que se nota en-  
tre ambas gráficas es básicamente consecuencia de la diferente pro-  
cedencia estacional que en una y otra rapaz tiene el material ana-  
lizado. Esta variación paralela de dos especies de presas con mode-  
los similares de cronología reproductora y aparentemente desconec-  
tada de la de una tercera - Pitymys lusitanicus - con un interva-  
lo temporal de reproducción francamente segregado de los de las an-  
teriores, sugiere la actuación sobre el modelo global de variación  
de un factor o factores ambientales con operatividad estacional di-  
ferencial. Supusimos en principio que el régimen pluviométrico, co-  
mo factor último condicionante de otros que actuarían como factores  
próximos - humedad edáfica, densidad y altura del estrato herbá-  
ceo, disponibilidad trófica, etc. - , podría incidir decisivamente  
sobre las poblaciones de las tres especies de microtinos en liti-  
gio. Separamos las precipitaciones anuales en primaverales (marzo-  
agosto) y otoñales (septiembre-febrero), y para cada uno de dichos  
periodos representamos la variación interanual a lo largo del in-  
tervalo de tiempo que ha cubierto el muestreo (figura 25). En ge-  
neral se nota una buena correlación entre el régimen de lluvia oto-  
ñal y los porcentajes que en la dieta de Asio otus tienen las dos  
especies-presa cuya máxima actividad de producción de crías acon-  
tece en este periodo estacional. No obstante, la rápida caída de  
los porcentajes notada a partir de 1976-77 es mucho más acentuada  
de lo que cabría esperar de una perfecta relación causa-efecto en-  
tre la pluviometría y los niveles poblacionales de sendas especies.  
Es posible que la falta de reserva hídrica en el suelo al iniciarse  
se las lluvias de otoño, como consecuencia de la disminución del

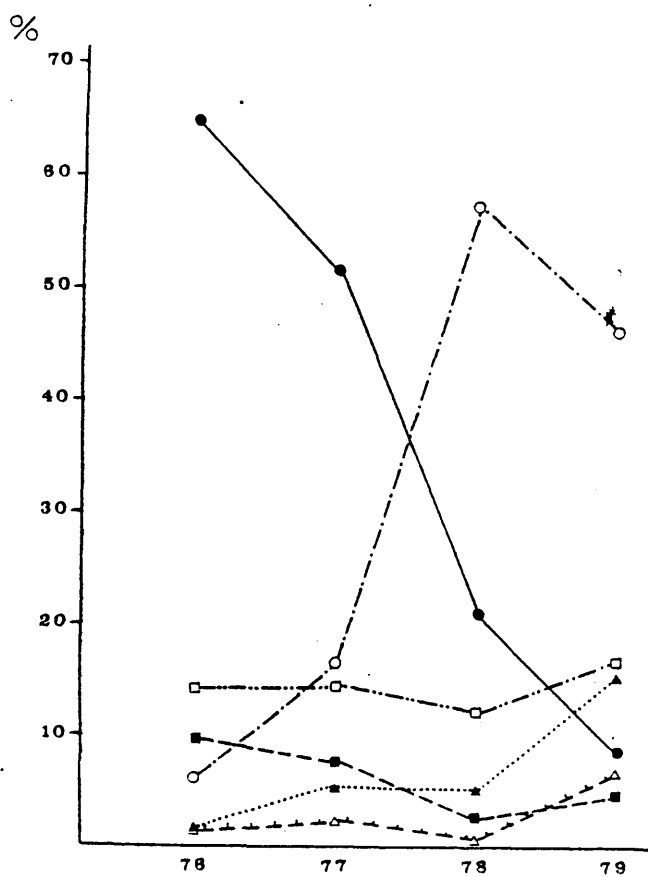


Figura 24: Variación interanual de los porcentajes de las especies y grupos presa en la dieta de Tyto alba. ● Microtus arvalis ■ Pitymys duodecimcostatus ▲ Pitymys lusitanicus ○ Crocidura russula □ Murinae △ otras presas.

116

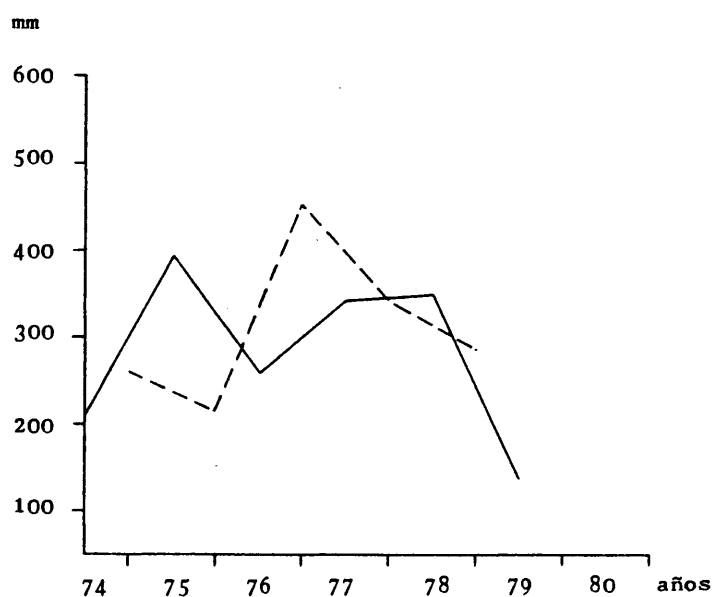


Figura 25: Variación interanual de la pluviosidad primaveral (marzo-agosto; línea continua) y otoñal (septiembre-febrero; línea de trazos), expresada como promedio entre los registros de dos observatorios situados en el área de estudio.



volumen de precipitación primaveral - muy notoria a partir de 1977-78 - constituya un factor adicional con efectos aditivos a los del régimen pluviométrico propio de dicho periodo estacional.

Es posible contemplar el fenómeno desde otra perspectiva y argüir que las fluctuaciones registradas pueden responder a un proceso cíclico de las poblaciones que estamos considerando, que por tanto tendrían poca o ninguna relación con cambios climáticos (véase Lack, 1954). La recuperación, aunque ligera, de la frecuencia de captura de Microtus arvalis por Asio otus a partir de 1979, pese a que las condiciones ambientales presumiblemente no mejoraron para esta especie-presa - el nivel de precipitaciones fue inferior al de años precedentes - , inducen a pronunciarse en esta línea argumental. Además el intervalo del supuesto ciclo (4 años) coincide con el que rige en otras zonas europeas para este y otros topillos del género Microtus (Lack, 1954; Hagen, 1965; Hagen, 1969).

La variación interanual de la frecuencia de captura de Pitymys lusitanicus en las dietas de las dos estrigiformes que estamos considerando es en general inversa a la de los otros dos microtinos que forman parte de las mismas. Esta circunstancia está, sin embargo, bastante atenuada en Tyto alba, ya que los niveles altitudinales en los que se mueve esta rapaz no son los que soportan las mayores densidades de población del topillo (véase más atrás). Sin descartar la posibilidad de ciertas fluctuaciones de los efectivos numéricos de este microtino en el área de estudio, interpretamos la variación de sus porcentajes en la dieta de Asio otus como resultado del efecto de complementaridad implícito en la metodología utilizada; es decir, la elevación del grado de representación de Microtus arvalis y Pitymys duodecimcostatus causa una obligada reducción de los de esta y otras especies-presa, que no traduce necesariamente una merma de sus efectivos poblacionales. Un razonamiento inverso, en el sentido de que sea una variación real de la

densidad de población de Pitymys lusitanicus la responsable de la modificación de la intensidad de predación sobre los otros microtinos es insostenible habida cuenta de la estrecha relación existente entre los porcentajes de presencia de estos últimos en las dietas de sendas rapaces y el nivel poblacional y éxito reproductor de las mismas (véase Veiga, 1981).

En definitiva y aunque los resultados expuestos son insuficientes para mantener una tesis, no nos resistimos a darles una interpretación dado el interés que tienen las variaciones de los efectivos poblacionales de los microtinos, además de por razones de otra índole, debido a su incidencia sobre sus predadores específicos (Hagen, 1965; Frochet, 1967; Hagen, 1969; Linkola y Myllymäki, 1969, Galushin, 1974; etc.). Las oscilaciones cíclicas de las poblaciones de los pequeños roedores - especialmente microtinos - están bien documentadas en toda la región holártica. Sin embargo, la profusión bibliográfica que esta problemática ha promovido no ha aclarado de forma concluyente sus causas, habiendo sido esgrimidos multitud de argumentos para explicar estos súbitos altibajos demográficos (véase por ejemplo Lack, 1954). Aunque como sugiere Lack (op. cit.), el fenómeno es más claro en latitudes árticas (por ejemplo Elton, 1942; Hagen, 1965; 1969; Linkola y Myllymäki, 1969), existen claras evidencias de su operatividad en áreas centroeuropeas (Elton, 1942; Lockie, 1955; Honer, 1963); en estas últimas la climatología puede actuar decisivamente en el sentido de alterar la regularidad del ciclo o enmascararlo (Honer, 1963). Seguramente esta tendencia continúa conforme descendemos en latitud, de manera que en los ecosistemas mediterráneos la configuración del patrón de variación debe ser consecuencia de una acción sinérgica de factores intrínsecos y extrínsecos a las poblaciones implicadas.

La regularidad de los ciclos en latitudes altas, configurando un patrón que se ajusta con bastante fidelidad a lo predicho por un

modelo matemático de interacción predador-presa, sugiere una simpli cidad extrema de las condiciones ecológicas y un efecto poco dis torsionador de los factores climáticos (Lack, 1954). En los ecosis temas mediterráneos, la complicación y alargamiento de las cadenas tróficas al participar en ellas de forma decisiva los consumidores secundarios (aves y reptiles), debe incidir decisivamente sobre la conformación de los ciclos de abundancia. Además, el hecho de que la caída de las poblaciones de los predadores (Falconiformes y Stri gi formes) - incluso de los más especialistas - no siga aquí la misma pendiente que las de la especie o especies-presa en cuestión, al ser capaces de explotar fuentes alimenticias alternativas, es un hecho crucial, ya que en el momento de mínimo poblacional de dicha especie/s los efectivos de sus predadores potenciales serán considerablemente mayores que en el caso de una variación paralela predador -presa. Cuando es este último modelo el que opera, y pese a una respuesta considerablemente veloz de los predadores alados a la elevación de recursos alimenticios (Galushin, 1974), el crecimiento de la población-presa antecede a la de su predador o preda dores. La tendencia general es entonces a un escape de dicha pobla ción de los niveles en que la predación puede ejercer un efecto control (véase Blondel, 1967) antes de que los efectivos predado res hayan alcanzado el umbral a partir del cual ésta es eficaz. Es decir, en nuestro ecosistema el efecto global de las poblaciones predadoras será presumiblemente intenso desde el inicio de la recu peración de la población de la presa, con lo cual será más probable un control demográfico que en aquellas situaciones en que la predopresión se ejerce fundamentalmente en el culmen de la curva de crecimiento, momento en que suele ser ineficaz como vía de con trol (Blondel, 1967). Es probable entonces que el efecto señalado por Brown (1979) de un allanamiento de los ciclos de abundancia de las poblaciones-presa por efecto de la predación sea muy pronuncia da.

do en nuestro ecosistema.

Aunque serán precisos datos más detallados de variación poblacional de predadores y presas así como del reajuste de las cadenas tróficas conforme dicha variación tiene lugar, podemos aventurar que en las biocenosis mediterráneas los factores climáticos por un lado y la predación por otro ejercen un importante control sobre las poblaciones-presa, incluso en el caso de aquellas que por su propia dinámica son propensas a bruscos cambios demográficos.

#### 4.5.2. El caso de Falco tinnunculus

Los cambios anuales registrados en la dieta del Cernícalo Vulgar expresada de acuerdo a un criterio taxonómico se muestran gráficamente en la figura 26. Las pequeñas variaciones observadas de un año para otro son atribuibles en parte a la desigual distribución de la procedencia temporal del material analizado. Sin embargo este hecho ha estado determinado básicamente por una cierta inestabilidad del status del predador y sólo en pequeña medida por irregularidad en el muestreo. Además el material procedente del periodo agosto-septiembre, únicamente muestreado uno de dichos años, ha sido excluido al efectuar los cálculos. Consiguientemente, las variaciones anuales registradas tienen una base biológica, en tanto las desviaciones posibles debidas a factores de índole metodológica deben ser consideradas poco importantes.

Es claro el predominio de los ortópteros en la dieta en todos los años, aunque se nota una cierta variación de la representación relativa de las distintas Familias consumidas. Los grillos son siempre dominantes, pero su importancia se reduce a partir de 1978, quizás como consecuencia de la falta de muestras del periodo otoño-invierno, de la que es responsable la marcada reducción de la población del falcónido durante este intervalo estacional (véase más adelante); téngase en cuenta que los grillos alcanzan el nivel máx

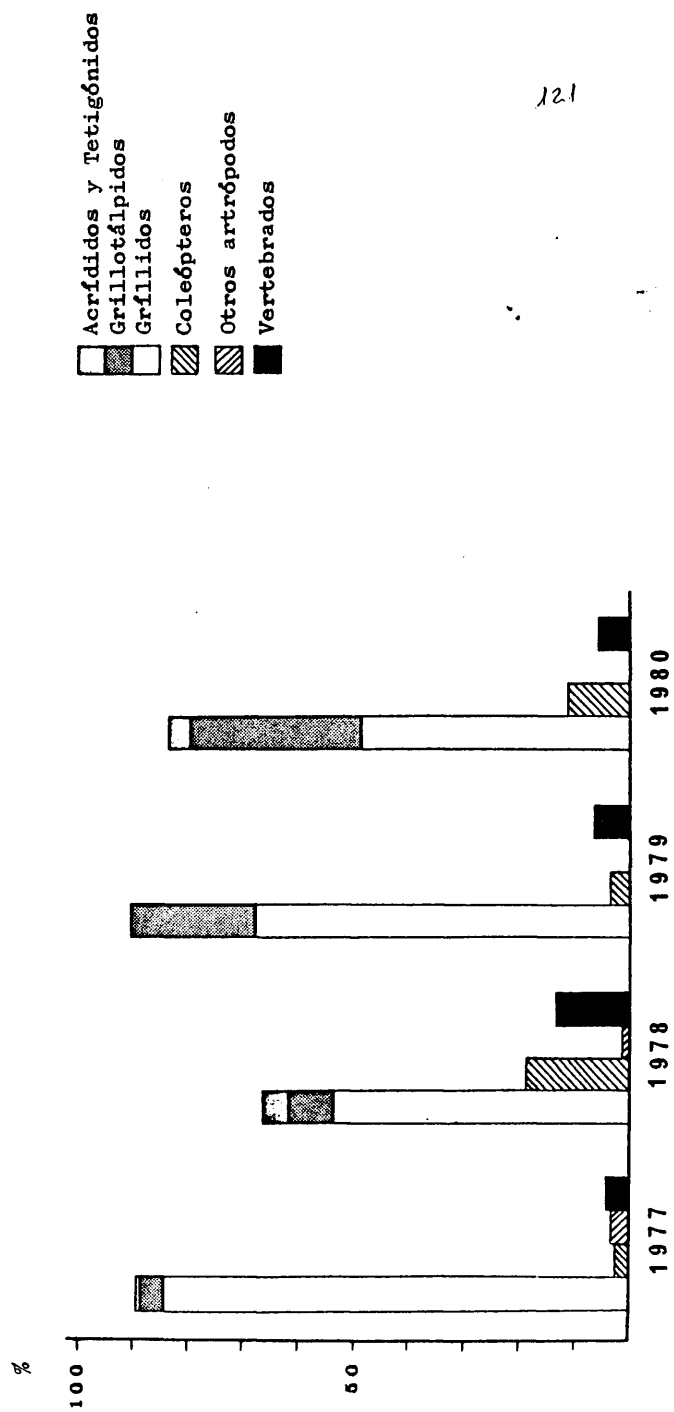


Figura 26: Composición anual de la dieta de Falco tinnunculus en función de grupos taxonómicos.

imo de presencia en la dieta precisamente en dicho intervalo.

El porcentaje del conjunto de los vertebrados no experimenta variaciones importantes, sin embargo es muy clara una reducción del nivel de los mamíferos con respecto a las otras Clases (figura 27). Las fluctuaciones relativas de las especies y grupos-presa de mamíferos se han representado en la figura 28; se pone de manifiesto en ella una severa disminución del porcentaje de Microtus arvalis, inicialmente muy elevado, equilibrado con un aumento de los de los restantes grupos-presa, especialmente Pitymys spp. El paralelismo entre estos resultados y los obtenidos al estudiar la variación interanual de las dietas de Asio otus y Tyto alba apoya las conclusiones que antes apuntábamos.

Los resultados obtenidos en el estudio de la variación interanual de las dietas de los tres predadores en cuestión permiten argumentar que desde 1977 a 1979 la variación de la disponibilidad de algunas de las especies de mamíferos de la biocenosis permite ajustes que mantienen el nivel de presencia del grupo en el régimen alimenticio del falcónido. Sin embargo a partir de 1979 la reducción de los efectivos globales de la Clase parece llegar a un punto crítico que obliga al predador a su progresiva sustitución por aves y reptiles. Esta flexibilidad del comportamiento predador de Falco tinnunculus, ausente en las dos estrigiformes referidas, tiene sin duda una repercusión fundamental sobre su ecología, como seguidamente veremos.

#### 4.5.3. Variación de los efectivos poblacionales de los predadores y de su rendimiento reproductor

En la tabla 13 se expresa la variación interanual relativa de los efectivos poblacionales de Falco tinnunculus, Asio otus y Tyto alba. Los censos de primavera-verano se han efectuado sobre la base de considerar los nidos ocupados o los signos evidentes de ins-

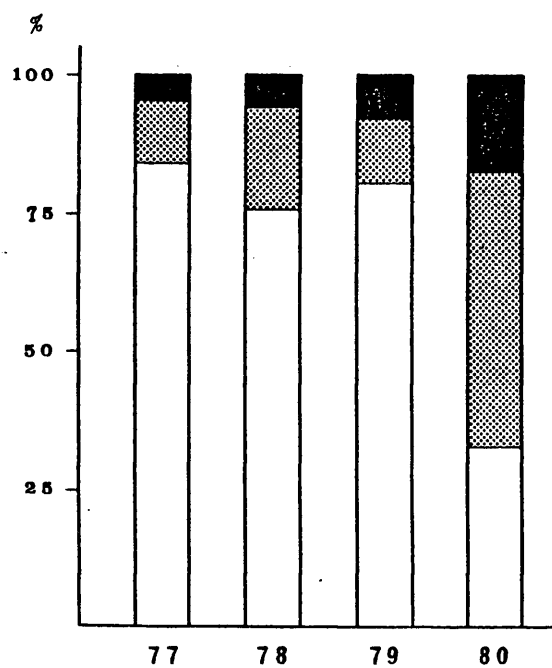


Figura 27: Variación interanual de las frecuencias relativas de captura por Falco tinnunculus de las Clases de vertebrados básicas en su dieta. En negro: aves; punteado: reptiles; en blanco: mamíferos.

12h

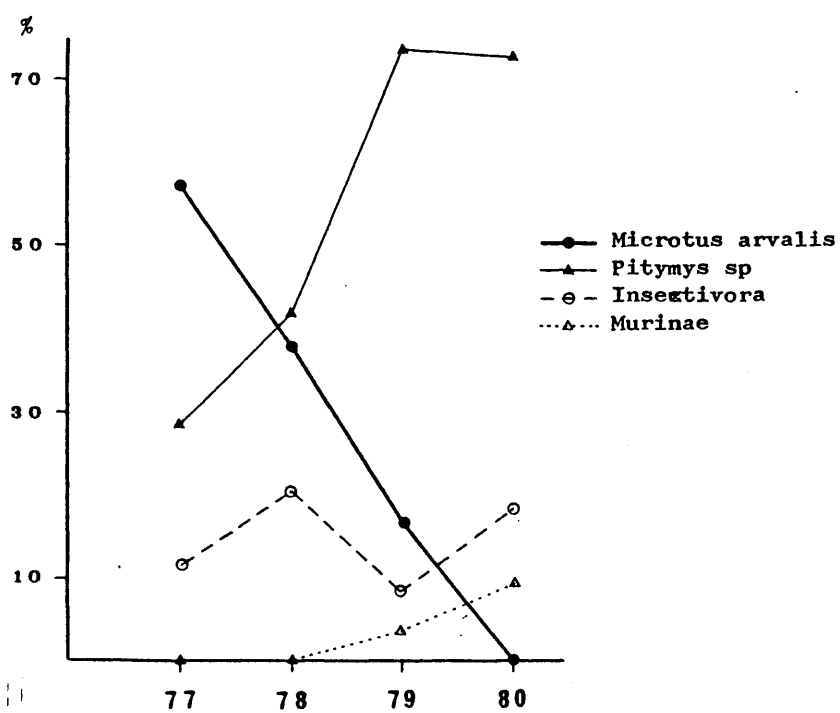


Figura 28: Variación interanual de las frecuencias relativas de captura por Falco tinnunculus de las especies y grupos-presa del taxon mamíferos.



TABLA 13

Variación interanual de los efectivos poblacionales de tres especies de la comunidad. La zona altitudinal 1 comprende desde los 1000 metros s.n.m. hasta los 1300, aproximadamente, y la zona 2 incluye áreas situadas por encima de esta última cota. Las cifras sin paréntesis son individuos y aquellas que los poseen son parejas reproductoras. Los guiones indican censos no efectuados. La flecha denota presencia de un elevado número de individuos deducido de la cantidad de egagrópilas acumuladas al pie de los posaderos. El signo + expresa presencia de individuos en número desconocido y colocado detrás de una cifra denota número máximo de individuos observados simultáneamente, lo que constituye un número mínimo presente en la superficie muestreada. (PV: primavera-verano; OI: otoño-invierno).

	1976		1977		1978		1979		1980		1981	
	PV	OI	PV	OI	PV	OI	PV	OI	PV	OI	PV	OI
T. alba	(2)	(2)	(2)	(2)	0	0	0	0	0	0	-	-
Zona 1												
A. otus	-	-	21	(3)	0	1	0	0	0	(1)	-	-
F. tinnunculus	-	-	3+	(7)	5+	-	0	-	0	(3)	-	-
Zona 2												
A. otus	-	-	(2)	0	(2)	0	(2)	0	4(1)	+	(3)	-
F. tinnunculus	-	-	(4)	0	(4)	0	(5)	0	(5)	0	(5)	-

talación en un territorio (parada nupcial, reclamos, etc.). En Asio otus ha sido posible además, en algunas ocasiones, comprobar la presencia prolongada de individuos no emparejados durante la temporada de reproducción, los cuales han sido sumados a los nidificantes. La dificultad para la estimación de dicha fracción poblacional, así como de la constituida por aquellas parejas que no regentan un nido, en las otras dos especies nos ha obligado a no considerarlas en los censos. No se han incluido tampoco en dichos censos a los jóvenes del año. En el caso de los recuentos de otoño-invierno, se ha anotado el número máximo de individuos vistos simultáneamente en las áreas de muestreo. Este procedimiento proporciona unos resultados que evidentemente infravaloran la cantidad real de los presentes en dichas áreas; no obstante, la tendencia gregaria en este periodo estacional, muy acusada en Asio otus, facilita el recuento absoluto una vez localizados el o los puntos de reunión comunal.

Las restantes especies que integran la comunidad denotan unas oscilaciones poblacionales muy débiles, al menos en lo que respecta a la fracción reproductora. Habitualmente los mismos o parecidos territorios son ocupados año tras año y en muchos casos los nidos son construidos sobre el utilizado el año precedente o muy cerca. No obstante, en las áreas con menor cobertura arbórea se nota en tres especies - Buteo buteo, Hieraeetus pennatus y Accipiter gentilis - una cierta irregularidad en la reocupación de las zonas de nidificación. Seguramente la instalación en lo que para estas especies son áreas marginales no depende tanto de la disponibilidad de alimento en las mismas como del grado de saturación de las áreas óptimas. Además, las condiciones ecológicas operantes sobre comunidades vecinas puede influir tanto o más que las del ecosistema en cuestión sobre la densidad de población de algunas especies, singularmente de las más abundantes en dichas comunidades - Buteo buteo y Falco tinnunculus, principalmente -.

Unicamente en Milvus migrans hemos notado una tendencia direccional clara de la población en el sentido de un ligero incremento de sus efectivos a lo largo de los años que incluye este estudio. Este hecho es a nuestro juicio un fenómeno local al que ha contribuido la creciente disponibilidad de alimento como consecuencia de la proliferación de basureros y de la intesificación del tráfico de automóviles, con la consiguiente elevación del número de cadáveres de animales atropellados.

En cuanto a las tres especies a las que se hace referencia en la tabla 13, parece haberse producido una reducción general de sus efectivos poblacionales. Esta circunstancia se ha notado casi exclusivamente en los niveles basales de la sierra, en tanto la porción de la población que alcanza los niveles montanos (inexistente en Tyto alba) conserva una notable constancia numérica. El declive es más notorio en lo que concierne a la invernada; nótese que a partir de 1977 ningún Buho Chico ha sido detectado en las áreas de muestreo y que 1978 fue el último año en el que se detectaron grupos de Cernícalos Vulgares, aunque individuos solitarios fueron vistos fuera de dichas áreas. Durante la temporada de reproducción la deserción de las zonas basales no es total, instalándose algunas parejas para la nidificación. En Tyto alba no se acusa un comportamiento diferencial entre ambos periodos estacionales; las parejas reproductoras o bien ocupan durante todo el ciclo estacional las localidades elegidas o bien las abandonan completamente.

La elevada dependencia trófica que de Microtus arvalis muestran los tres predadores en cuestión en las áreas de pie de sierra sugiere que las fluctuaciones de sus respectivas poblaciones están, al menos parcialmente, determinadas por las de este microtino. Parece lógico pensar que el derrumbe poblacional del Topillo Campesi no repercuta más intensamente sobre sus predadores durante el otoño-invierno, a causa de la menor disponibilidad de presas de susti

tución en esta época del año; esta problemática afecta en mayor grado a las estrigiformes, limitadas por la disponibilidad de los pequeños mamíferos, que a Falco tinnunculus, capaz de acceder a una buena parte de la biomasa que necesita para subsistir depredando íntegramente sobre los ortópteros (particularmente grillos). Durante la primavera y el verano, la posibilidad de acceder a una más variada gama de presas, circunstancia especialmente notoria en el falcónido, permite el mantenimiento de ciertos niveles de población en estas áreas de pie de sierra pese a la drástica reducción de los efectivos de la que es aquí la especie-presa clave.

Es posible que el superior nivel medio de las precipitaciones en altitudes montañas determinado por el efecto de la cordillera sobre los frentes de lluvia haya permitido una relativa estabilidad de la biocenosis. No obstante la reducción poblacional de Microtus arvalis y Pitymys duodecimcostatus se ha dejado sentir también en estos niveles. Sin embargo, hay que tener en cuenta que el gradiente altitudinal de abundancia de Pitymys lusitanicus y la relativa constancia de sus efectivos determinan un aporte de alimento seguro en altitudes montañas para un predador altamente especializado en la captura de estos pequeños roedores, hecho que explicaría su ocupación regular por Asio otus. Durante el otoño-invierno la presencia de la estrígida por encima de los 1200 metros, aproximadamente, es ocasional, ya que en este intervalo anual la población de Pitymys lusitanicus se reduce y además la presencia frecuente de nieve en el suelo dificulta enormemente su captura.

La disminución de los efectivos de Cernícalos Vulgares nidificantes en los niveles altitudinales basales sugiere, dada la capacidad de la falcónida para sustituir eficazmente a los mamíferos en su dieta, que otros grupos-presa han visto mermados también sus efectivos poblacionales. Singularmente los ortópteros, consumidores primarios y por ello dependientes en gran medida del desarrollo

del estrato herbáceo, decrecen en importancia como recurso alimenticio de Falco tinnunculus a lo largo del tiempo que ha durado el presente trabajo. Seguramente este grupo de artrópodos comparte en cierta medida la problemática que afecta a los microtinos en nuestro ecosistema.

La casuística de Tyto alba es a nuestro juicio diferente de la de las dos especies a las que nos acabamos de referir. Esta estrigiforme es más propia de niveles altitudinales más bajos que los incluidos en nuestra área de estudio global. Su aparición por encima de los 1000 ó 1100 metros s.n.m. parece estar asociada a elevados niveles poblacionales de Microtus arvalis, hipótesis apoyada por el hecho de que selecciona preferentemente aquellas áreas en las que este microtino es especialmente abundante (Veiga, 1980). Además la singular cronología reproductora de la titónida en la región que nos concierne (véase más atrás), aparentemente determinada por el ciclo anual de abundancia del topillo, parece confirmar la argumentación precedente.

Además de la reducción de los efectivos poblacionales de Asio otus, se ha registrado en esta especie un sensible descenso de la productividad desde 1977 a 1980, que se refleja no sólo en el número medio de pollos por pareja que abandona el nido, sino también en el tamaño de la puesta (tabla 14). Prescindiendo de las puestas perdidas por causas diversas, ajenas presumiblemente a la disponibilidad de alimento, los años 1977 y 1978 se caracterizaron por una alta fertilidad (en cada uno de dichos años se registraron dos puestas debidas a una misma pareja) y una productividad final poco frecuente. A partir del último de dichos años la fertilidad se redujo algo: se registraron más puestas de 4 huevos y ninguna de 6. Además se detectó la presencia de huevos y puestas enteras estériles, así como de pollos muertos, circunstancias no observadas en los años

TABLA 14

Tamaño de puesta y productividad en Asio otus y Falco tinnunculus.  
Se muestra la situación en la primera y en la última visita a cada nido cuando éste fue controlado en más de una ocasión. Las puestas anotadas son completas en todos los casos.

Asio otus		Falco tinnunculus	
1ª visita	última v.	1ª visita	última visita
1977		1977	
1. 5 huevos	0 pull	1. 5 huevos	0 pull
2. 6 pull	6 pull	2. 6 huevos	0 pull
3. 4 huevos	4 pull	3. 3 pull y 1 hv.	3 pull
		4. 5 pull	3 pull y + volados
1978		1978	
1. 5 huevos	0 pull	1. 5 pull	5 pull
2. 5 huevos	2+ pull	2. 3 pull y 1 hv.	3 pull
3. 4 pull		(huero)	
4. 2 pull y 1 hv.		3. 5 huevos	3 pull y 2 hv.
(eclosionando)			(eclosionando)
1979		4. 5 huevos	2 pull
1. + pull		1979	
2. 4 pull y 1 pull		1. 2 pull y 1 pull	2 pull
1980		2. 2 pull	0 pull
1. 4 huevos		3. 5 pull	
(hueros)		1980	
1981		1. 5 huevos	1 pull
1. 2 pull y + pull		2. 5 huevos	4 pull
volados		3. 6 huevos	0 pull (depredados)
2. + pull volados		4. 5 huevos	3 pull
3. + pull volados		1981	
4. 3 pull y 1 hv.		1. 4 huevos	1 pull
(huero)		2. 6 huevos	5 pull
		3. 4 huevos	

precedentes. En 1981, a la vez que una recuperación poblacional de la estrígida, parece adivinarse un cierto restablecimiento de los niveles de éxito reproductor.

Por lo que respecta a Falco tinnunculus, los resultados obtenidos denotan una general estabilidad del tamaño de la puesta y de la producción de jóvenes (tabla 14). Las pequeñas fluctuaciones que se notan en los valores de este último parámetro están en gran medida promovidas por factores poco o nada conectados con la disponibilidad trófica y por el momento no bien conocidos; la predación, la caída o rotura de los nidos (los Cernícalos utilizan en el área estudiada casi exclusivamente nidos viejos de Pica pica y Corvus corone) y los accidentes que afectan a los pollos, quizás como consecuencia de su vivacidad, parecen ser causas importantes de pérdidas. Incluso en polladas numerosas con acusadas diferencias de peso entre hermanos (véase más adelante) no hemos comprobado fallecimientos por falta de alimento; esta circunstancia es sin embargo la causa fundamental de mortalidad en las polladas de Asio otus.

#### 4.5.4. Discusión

Aunque es obvio que los resultados obtenidos en tres especies no pueden ser generalizados al resto de las que componen la comunidad, si permiten defender la idea de que los cambios ecológicos notados a lo largo del periodo de estudio - básicamente variación de la disponibilidad de determinadas especies de micromamíferos - inciden diferencialmente sobre Falconiformes y Strigiformes. La reducida capacidad de las segundas para explotar otros grupos-presa que no sean los mamíferos, de forma que su aporte biomásico sea digno de consideración, determina que los niveles poblacionales de las especies-presa más destacadas condicionen poderosamente sus efectivos numéricos - nidificantes e invernantes - y el éxito reproductor. Esta situación es en líneas generales asimilable a la que se

presenta en las comunidades de la Europa central y del norte (Lokke, 1955; Honer, 1963; Hagen, 1965, 1969; Linkola y Myllymäki, 1969; Smeenk, 1972; etc.). De cualquier forma, el fenómeno es cuantitativamente menos acusado, no habiendo sido registradas en ningún caso las elevadas densidades de población y el altísimo nivel de producción de jóvenes que caracterizan a dichas comunidades en años de "pico" de microtininos (véase por ejemplo Rockenbach, 1968). No obstante, la doble puesta de algunas parejas de Asio otus registrada en nuestra área de estudio, hecho que no parece ser frecuente en latitudes más septentrionales, puede tener un efecto considerable sobre el balance final de productividad de la población en años en los que el alimento es abundante.

Como han señalado Linkola y Myllymäki (1969) para el norte de Europa, las diferencias entre años en los parámetros de reproducción de Asio otus son más acusadas en el número de pollos que sobrevive por pareja que en el tamaño medio de la puesta. Este hecho parece dar la razón a la opinión sostenida por Glue (1977) de que en la mayoría de los años el número de huevos puestos y el de los pollos eclosionados es superior al que la pareja puede sacar adelante. Es decir, el ajuste del número de pollada a la disponibilidad de recursos alimenticios se efectuaría fundamentalmente por mortalidad del excedente con respecto al número máximo de jóvenes que dicha disponibilidad, de acuerdo a las habilidades de los reproductores, permite criar con éxito. El desigual tamaño de los hermanos, característico de esta y otras estrigiformes, seguramente está íntimamente ligado a este mecanismo de regulación, ya que en caso de que el alimento actúe como factor limitante la supervivencia de los hermanos mayores se verá favorecida a expensas de la de los más pequeños. Es decir, la mortalidad comenzaría por afectar a los hermanos menores, que estarían en desventaja frente a los más crecidos en el momento de la ceba, y se extendería hacia



los de más edad hasta que las exigencias energéticas de los supervivientes no rebasase el límite de la cantidad que los adultos pueden aportar al nido. Se conseguiría así evitar una depauperación general de la pollada y el riesgo asociado de la pérdida total de la misma.

La operatividad de un mecanismo de control con las características señaladas lleva implícita una reducida capacidad de la especie en cuestión para predecir el grado de disponibilidad trófica a corto plazo. Parece obvio que si esto es así y considerando que un animal "óptimo" administra su energía de acuerdo con un esquema que maximiza su rendimiento reproductor total (Schoener, 1971), la estrategia consistente en gestar un número de individuos por encima del que normalmente puede ser sacado adelante aseguraría una productividad máxima relativa al grado de disponibilidad de alimento por muy variable que ésta fuese.

El caso de Falco tinnunculus es bastante diferente, ya que en esta especie se observa una relativa constancia tanto del tamaño de la puesta como del número de pollos que abandonan el nido en cada uno de los años considerados. La ausencia de una conexión estrecha entre la abundancia de micromamíferos, los niveles poblacionales del predador durante el periodo primavera-verano y su rendimiento reproductor contrasta con lo observado en otras zonas europeas (véase Cavé, 1968; Rockenbach, 1968). La posibilidad que de acceder a una variada gama de presas alternativas (aves, reptiles, grandes artrópodos) tiene el Cernícalo en nuestro ecosistema le debe hacer aquí menos sensible a los cambios de disponibilidad del citado grupo de vertebrados. Por otro lado, la preponderancia de los micromamíferos sobre otros grupos-presa en latitudes Centro y Nordeuropeas podría determinar, de acuerdo con las ideas de Tinbergen (en Gibb, 1962), la fijación de una "imagen específica de búsqueda" que elevaría la eficiencia en su explotación por parte del

predador que adoptase este mecanismo de comportamiento. Su adquisición, sin embargo, dificultaría la utilización de otros recursos alimenticios y promovería una fuerte dependencia del grupo-presa en cuestión. En nuestras latitudes, la falta de predominio claro de unos grupos-presa sobre otros seguramente inhibe esta forma especializada de predación, con lo cual la súbita reducción de la disponibilidad de uno de ellos es inmediatamente compensada con una intensificación de la predopresión sobre todos o alguno de los restantes. De cualquier forma y sea cual fuere la importancia real del comportamiento predador en la configuración de la dieta en una y otras regiones geográficas, es indudable que en latitudes elevadas los altibajos de la disponibilidad trófica, promovidos por la particular dinámica poblacional de los micromamíferos, son mucho más acusados que en áreas mediterráneas. La menor intensidad de las explosiones demográficas de este grupo de vertebrados en nuestros ecosistemas y el efecto de amortiguación de las mismas por la posibilidad de una predación eficaz sobre otros permite la estabilidad poblacional y el poco variable rendimiento reproductor comentados.

Las escasas fluctuaciones de los efectivos nidificantes de Certhia, sobre todo en altitudes montañosas, contrastan con las notadas en otoño-invierno. En este periodo estacional la reducción de la gama accesible de presas determina que la población del predador dependa más estrechamente de los mamíferos, lo que a nuestro juicio explica su deserción de las áreas de invernada coincidiendo con el derrumbe poblacional de Microtus arvalis y Pitymys duodecimcostatus, especies-presa básicas en el susodicho periodo. En definitiva, parece seguirse de lo expuesto que la rapaz diurna y la nocturna, cuyas diferencias autoecológicas en el intervalo temporal de reproducción han sido puestas de manifiesto, comparten durante el otoño-invierno una problemática que les lleva a exhibir

patrones similares de régimen alimentario, estructura social, distribución espacial y movimientos dispersivos.

## 5. CRECIMIENTO DE LOS POLLOS EN FALCO TINNUNCULUS

### 5.1. MODELO DE CRECIMIENTO Y CONSUMO DE ALIMENTO

Un total de 20 individuos pertenecientes a 5 polladas han constituido el material base para el estudio de los cambios morfológicos y parámetros de crecimiento asociados durante su estancia en el nido. Se tomaron medidas del peso individual y de las longitudes de tarso, culmen, tercera primaria y rectriz más larga. Con los datos obtenidos (véase el apéndice 2) se han construido las figuras 29, 30a y 30b.

La ganancia de peso es aproximadamente exponencial hasta los 5 ó 6 días, edad a partir de la cual el incremento diario de peso decae paulatinamente hasta el final de la estancia del pollo en el nido. El modelo de crecimiento del tarso es en líneas generales similar al del peso del cuerpo, aunque la asíntota de la curva de crecimiento se alcanza ya a los 20 días, después de los cuales se registrará todavía un notable incremento de la biomasa corporal. La longitud del culmen exhibe el crecimiento más rápido desde el nacimiento hasta los 13 ó 14 días de edad y continúa a partir de entonces de manera uniforme, presumiblemente hasta después de abandonado el nido. El crecimiento de la tercera primaria y de las rectrices sigue modelos prácticamente idénticos. El cañón de la tercera primaria apunta aproximadamente hacia los 5 días y el de las rectrices hacia los 7, pero hasta uno o dos días después no se tomaron las respectivas primeras medidas. El incremento diario de longitud aumenta progresivamente hasta los 12-13 días, a partir de los cuales el crecimiento resulta uniforme. Completado el periodo de estancia en el nido, las plumas de vuelo no han alcanzado su longitud definitiva y además la curva que expresa su crecimiento no muestra ninguna tendencia hacia la inflexión, lo cual sugiere que dicho cre-

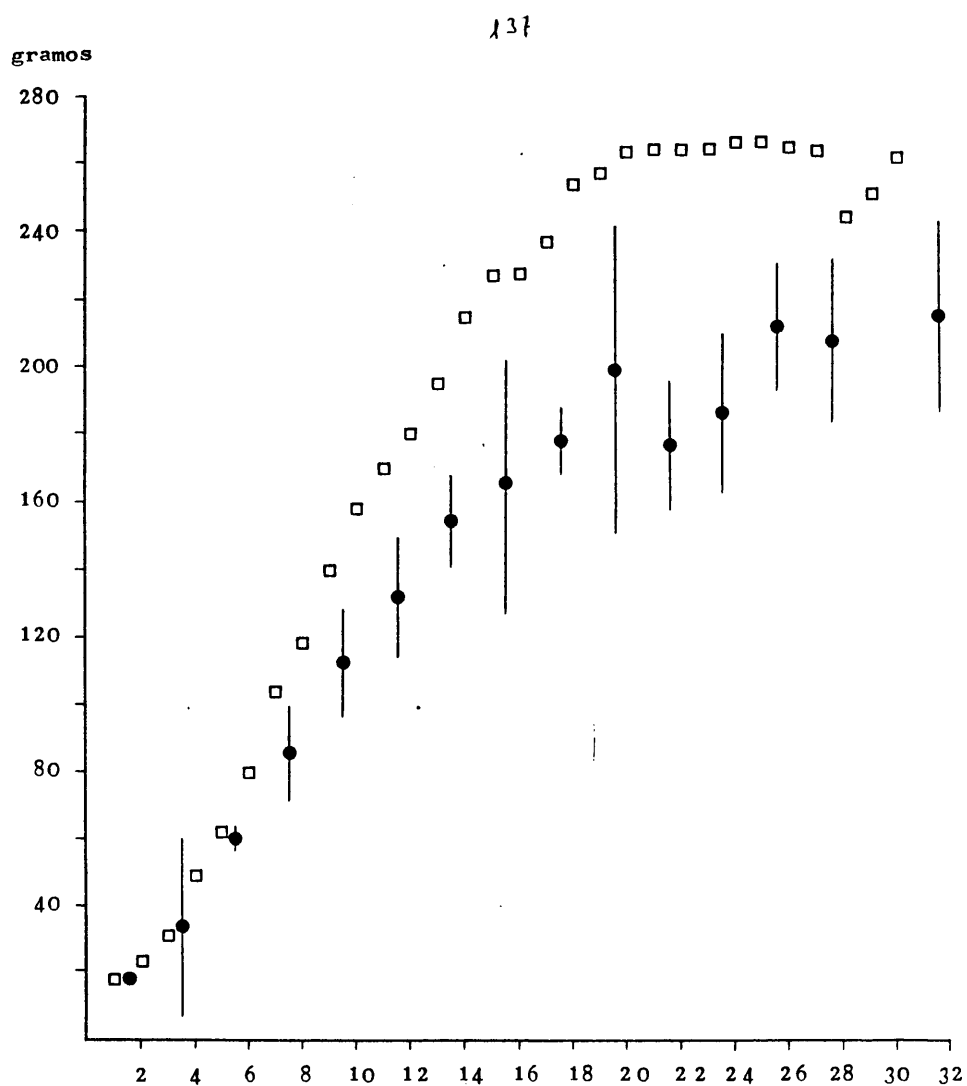


Figura 29: Crecimiento ponderal de Falco tinnunculus en el área de estudio (puntos) y en Holanda (cuadrados). Líneas verticales: intervalo de confianza (95%).

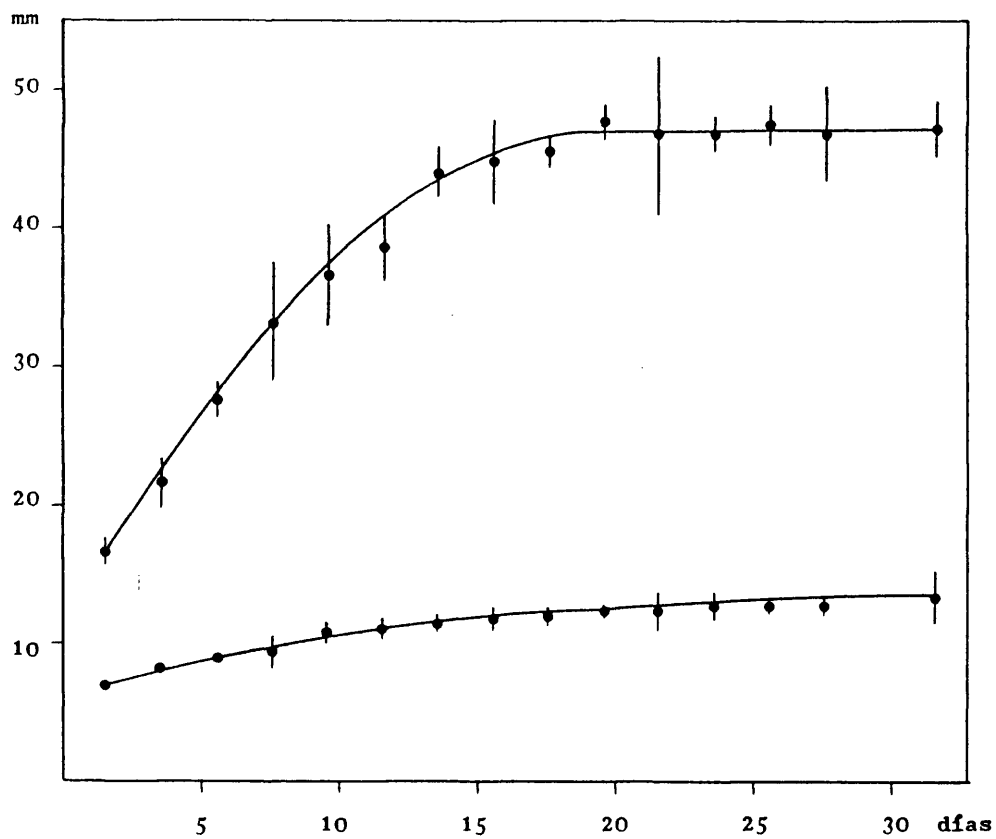


Figura 30 a: Crecimiento del tarso (arriba) y del cúlmén (abajo) en Falco tinnunculus. Líneas verticales: intervalo de confianza (95%).

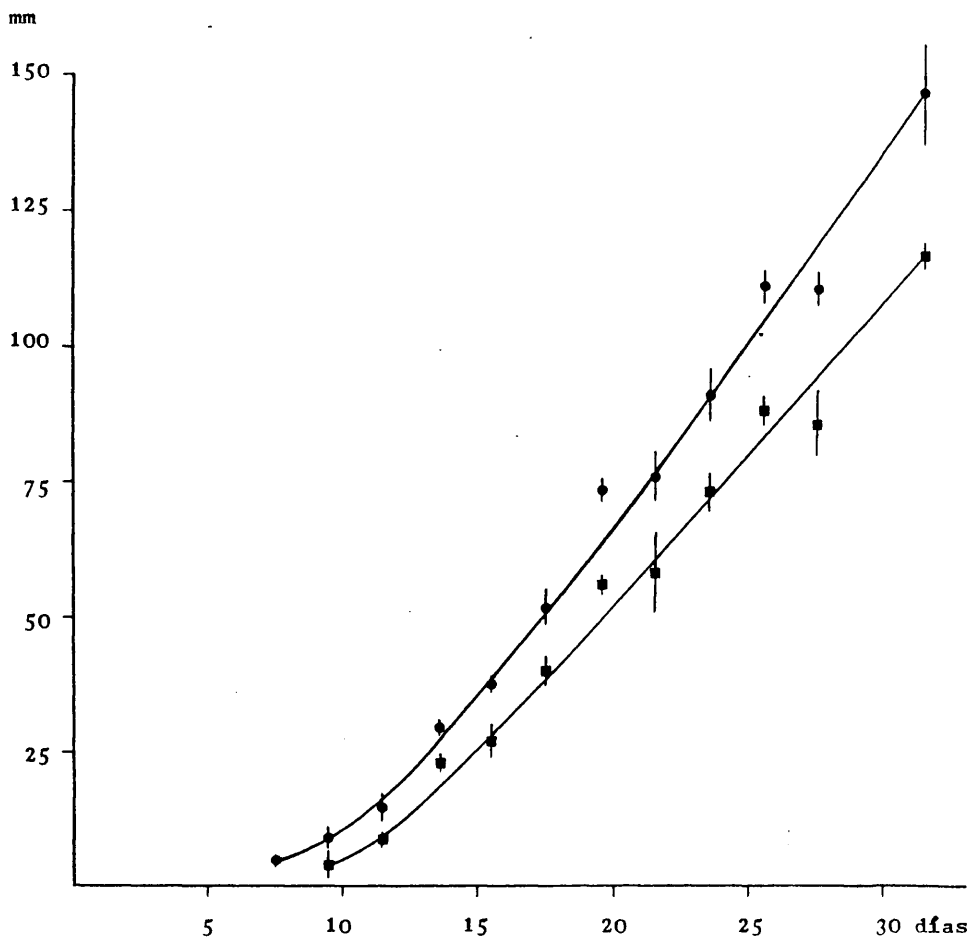


Figura 30 b: Crecimiento de la tercera primaria (puntos) y de la cola (cuadrados) en Falco tinnunculus. Líneas verticales: intervalo de confianza (95%).

cimiento proseguirá de forma intensiva durante algún tiempo una vez que el pollo ha dejado el nido y es ya capaz de efectuar cortos vuelos.

El consumo de alimento se midió en dos pollos mantenidos en cautividad, uno desde los 7 a los 26 días y otro desde los 2 días hasta después de completado el desarrollo. Ambos individuos eran cebados cuatro o cinco veces al día con hígado y corazón de pollo y con ratones de laboratorio (Mus musculus). En ocasiones se suplementó la dieta con huesos de pollo picados o con calcio de uso veterinario. En cada ceba se dejaba comer al pollo hasta que éste quedaba saciado (ausencia de actitud petitoria). Los parámetros de crecimiento de estos dos individuos se mantuvieron dentro del intervalo de valores registrados en la naturaleza, aunque tendiendo siempre a valores mínimos.

Con los datos obtenidos de consumo diario de alimento en ambos pollos se construyó la figura 31. La cantidad ingerida por día está sujeta a considerables oscilaciones, hecho que parece traducir una capacidad de los jóvenes cernícalos para comer más de lo necesario algunos días, en tanto en otros el consumo es inferior al esperado de acuerdo con el trazado de la curva general de requerimientos alimentarios. La capacidad de sobreingestión tiene posiblemente una ventaja adaptativa, ya que permite al ave aprovechar circunstancias de temporal superabundancia de alimento en previsión de posibles situaciones de escasez subsiguiente (Kahl, 1962). Pese a la variabilidad en la distribución de los resultados puntuales que esta circunstancia lleva consigo, el modelo general de variación de la cantidad de alimento ingerido por día a lo largo del desarrollo parece claro. Durante los periodos de crecimiento 1 y 2 (véase el capítulo 4.4.3.) el incremento de dicha cantidad es lineal. Durante el periodo 3 decrece paulatinamente hasta estabili-



141

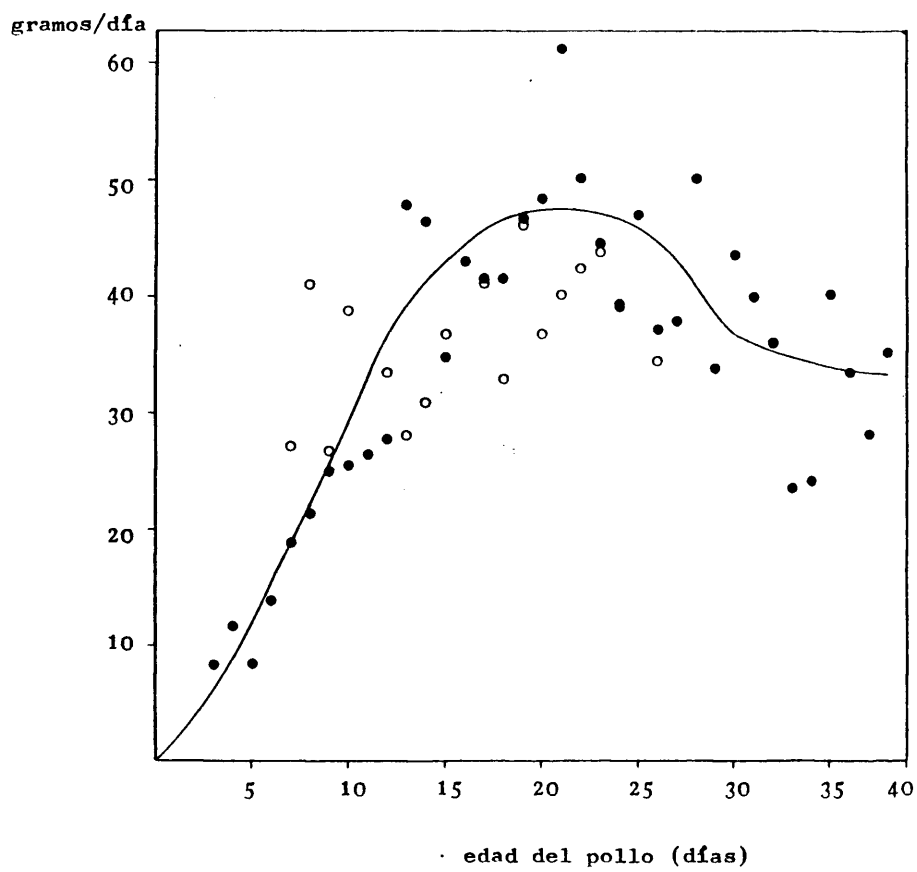


Figura 31: Consumo de alimento en función de la edad en dos pollos testigo criados en cautividad. Cada color representa un individuo.

zarse durante el periodo 4. A lo largo del periodo 5 hay un descenso progresivo de la ingestión diaria de alimento.

El consumo de alimento por el pollo es, en relación a su propio peso, muy alto en los primeros días de vida (entre los 5 y los 8 días la cantidad ingerida alcanza casi el 50% del peso corporal) y decae seguidamente de forma paulatina hasta el final del desarrollo (figura 32). El crecimiento instantáneo - parámetro que expresa la ganancia diaria de peso con respecto al peso corporal a una determinada edad - y la eficiencia ecológica de crecimiento - porcentaje de la cantidad de alimento ingerida que es transformada en biomasa corporal -- exhiben picos en ese mismo periodo de desarrollo (figura 32).

El gasto energético se ha medido habitualmente en aves mediante experimentos de digestibilidad en los que la energía metabolizable se ha calculado por la diferencia entre las calorías ingeridas con el alimento y las pérdidas por las heces. Según King y Farner (en Kahl, 1962) la eficiencia de asimilación varía entre un 70 y un 90%. Nosotros hemos asumido para los cálculos posteriores un 80%, valor intencionadamente algo más bajo que el de otros carnívoros de tamaño mayor (Kahl, 1962; Dunn, 1975). El gasto energético en aves en crecimiento puede ser dividido operativamente en energía destinada al crecimiento de los tejidos y energía destinada a la producción calórica y costos de actividad. Si definimos el crecimiento de tejido como la elevación del contenido calórico conforme el ave crece - los costos de biosíntesis serían parte del gasto metabólico (Drent y Daan, 1980) - , las calorías asimiladas menos las calorías integradas al tejido generado constituirán el balance respiratorio global o costos metabólicos. En la tabla 15 hemos expresado estos costos como Kcal./ave/día y Kcal./Kg./día en cada uno de los cinco periodos de crecimiento del joven. Como cabría esperar, el costo metabólico por ave y día aumenta conforme el ave incrementa su

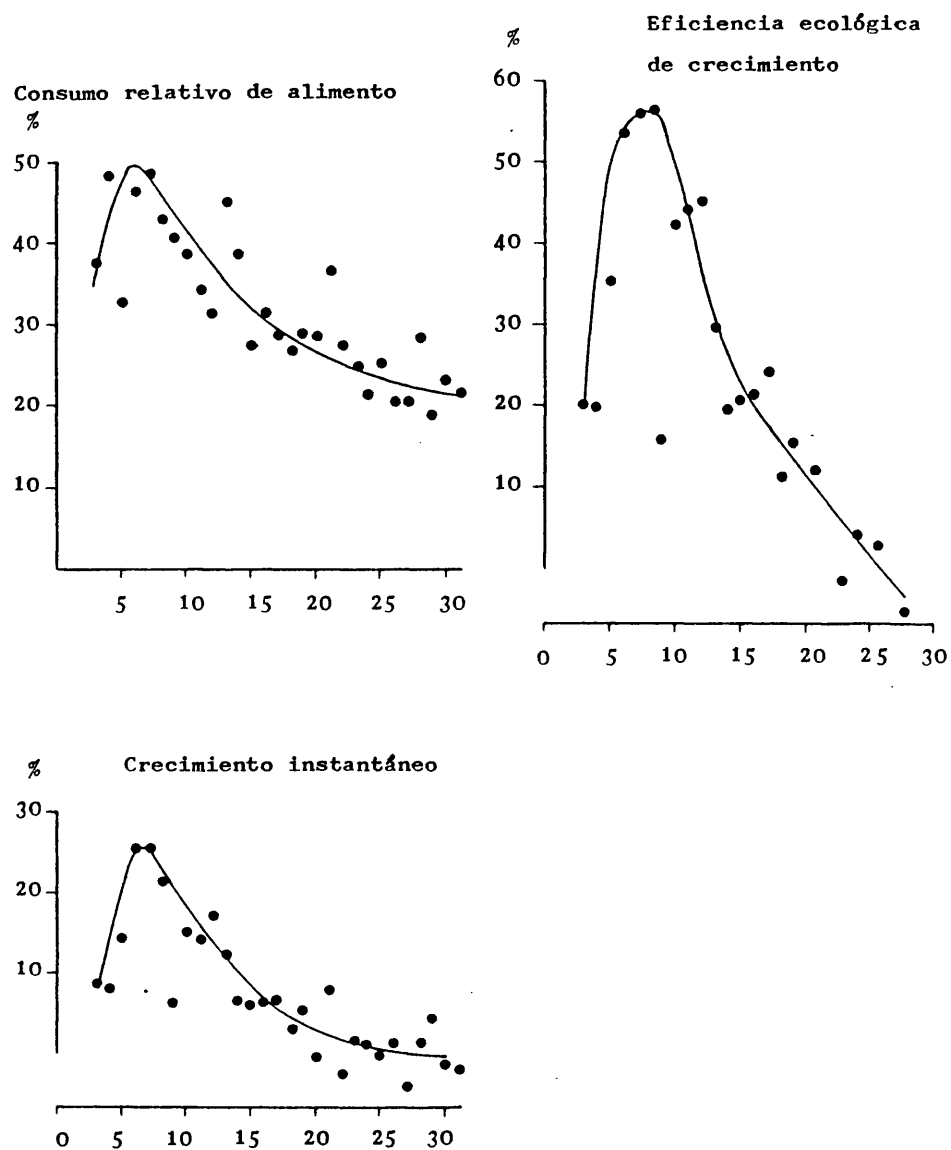


Figura 32: Evolución durante el crecimiento del consumo relativo de alimento, eficiencia ecológica de crecimiento y crecimiento instantáneo en pollos de Falco tinnunculus criados en cautividad. Véase el texto.

TABLA 15

Valores de respiración absoluta (Asimilación - Producción) y relativa por periodos de crecimiento en pollos de Falco tinnunculus criados en cautividad y calculados a partir de mediciones de consumo de alimento y crecimiento ponderal. Se ha asumido un 80% de eficiencia de asimilación.

Periodo de crecimiento	Alimento ingerido	Crecimiento añadido	Asimilación de alimento (80%)
------------------------	-------------------	---------------------	-------------------------------

1	42.4 g.	8 g.	59.3 Kcal.
2	144.9 "	59 "	202.8 "
3	255.0 "	66 "	357.0 "
4	289.8 "	24 "	405.7 "
5	249.1 "	7 "	348.7 "

44

Periodo de crecimiento	Asimilación - Producción (Kcal/ave/6 días)	Asimilación - Producción (Kcal/ave/dfa)	Respiración (Kcal/Kg/dfa)
------------------------	--	---	---------------------------

1	45.3	11.3	444.7
2	19.6	16.6	260.3
3	241.5	40.2	305.7
4	363.7	60.6	352.7
5	336.4	56.0	310.6

peso; no obstante en el periodo 5 dicho costo decrece ligeramente pese a que el peso global se mantiene o incluso aumenta algo. Esto se debe seguramente a que a dichas alturas del desarrollo, el plumaje está lo suficientemente crecido como para reducir algo los costos de producción de calor.

El metabolismo por kilogramo y día no sigue la tendencia que cabría esperar de la relación inversa entre este parámetro y el peso del organismo (Kahl, 1962). Después del periodo 2 de crecimiento, el metabolismo por kilogramo y día se eleva para volver a descender ligeramente en el periodo 5. Obsérvese que la recuperación de la actividad metabólica coincide con una acusada reducción del crecimiento instantáneo y de la eficiencia ecológica de crecimiento, que acontece a partir del 82-102 día de la vida del pollo, cuando comienza un rápido desarrollo del plumaje. Parece en definitiva que la intensa actividad biosintética que lleva implícita el rápido crecimiento de las plumas de vuelo va asociada por un lado a un retardamiento tanto del crecimiento de otras estructuras (tarso, culmen) como de la ganancia de peso global y por otro a una intensificación de la actividad metabólica por kilogramo y día. Concluido el periodo 5, la energía utilizada para la biosíntesis de estructuras distintas del plumaje es prácticamente nula (la eficiencia ecológica de crecimiento y el crecimiento instantáneo reducen sus valores a 0). Es decir, toda la asimilación calórica es utilizada ahora en la formación de la pluma y en el mantenimiento de las estructuras ya existentes, con lo cual el metabolismo por kilogramo y día y el consumo energético son más bajos.

El acusado declive del ritmo de ganancia de peso coincide con la estabilización de la cantidad de alimento ingerida por día. Considerando que los individuos de experimentación disponían del alimento prácticamente a su libre albedrío, dicha cantidad representa

rfa, como ha afirmado Kahl (1962), la máxima que el pollo es capaz de ingerir y habría evolucionado para igualar la que los padres pueden conseguir habitualmente. Parece evidente que la ingestión de una mayor cantidad de alimento tanto en esta fase crítica como en las anteriores permitiría al pollo una ganancia de peso más rápida y seguramente una deposición de grasa en el organismo en crecimiento (Drent y Daan, 1980). Estos hechos, ambos con un evidente efecto positivo sobre sus posibilidades de supervivencia, conllevan interesantes implicaciones sobre el costo que para los padres tiene sacar adelante un pollo y sobre las interdependencias entre los parámetros de crecimiento y el tamaño de pollada, que se tratarán más adelante.

## 5.2. CRECIMIENTO DIARIO Y PESO ASINTOTICO SEGUN POLLADAS

Los datos obtenidos sobre crecimiento ponderal diario y peso asintótico (peso al final del desarrollo) de las cinco polladas en las que se ha estudiado el crecimiento se sometieron a sendos análisis de varianza de clasificación única (Sokal y Rohlf, 1969) para verificar bajo un criterio estadístico si la variación entre polladas de los susodichos parámetros podía considerarse significativa. El análisis resultó positivo con respecto al peso asintótico, pero no fue así al considerar el crecimiento diario (tablas 16 y 17). Por otro lado, el peso medio de las diferentes polladas consideradas no guarda aparente correlación con el tamaño de pollada (figura 33, lo que armoniza con los resultados obtenidos por Cavé (1968) a este respecto en Holanda. El posible efecto de la fenología de la puesta sobre el peso asintótico de los pollos, circunstancia registrada en diferentes especies (véanse referencias en Ricklefs, 1968), es en nuestro caso despreciable debido al reducido intervalo de variación de las fechas en las que son dejados los huevos.

117

TABLA 16

Análisis de varianza de los valores de peso asintótico en 5 polladas de Falco tinnunculus.

Polladas					
1	2	3	4	5	
			222		
	202		220		
204	190	198	205		
193	172	230	219		
188	165	199	204	199	
<hr/>					
Fuente de variación	g.l.		SS	MS	Fs
Y - Y Entre grupos	4		2553.2	638.3	3.59
Y - Y Dentro de grupos	11		1954.7	177.7	
Y - Y Total	15		4508		
<hr/>					
F .05 (4, 11)= 3.38					

TABLA 17

Análisis de varianza de los valores de crecimiento ponderal diario en 5 polladas de Falco tinnunculus.

Polladas				
1	2	3	4	5
			8.12	
			9.92	
	9.23		11.50	
9.41	10.07	10.06	10.85	
11.40	10.15	10.50	10.78	
9.11	8.46	10.14	7.12	10.41

Fuente de variación	g.l.	SS	MS	Fs
Y - Y Entre grupos	4	1.46	0.36	0.21
Y - Y Dentro de grupos	12	20.02	1.66	
Y - Y Total	16	21.48		

$$F .05 (4, 12) = 3.26$$



149

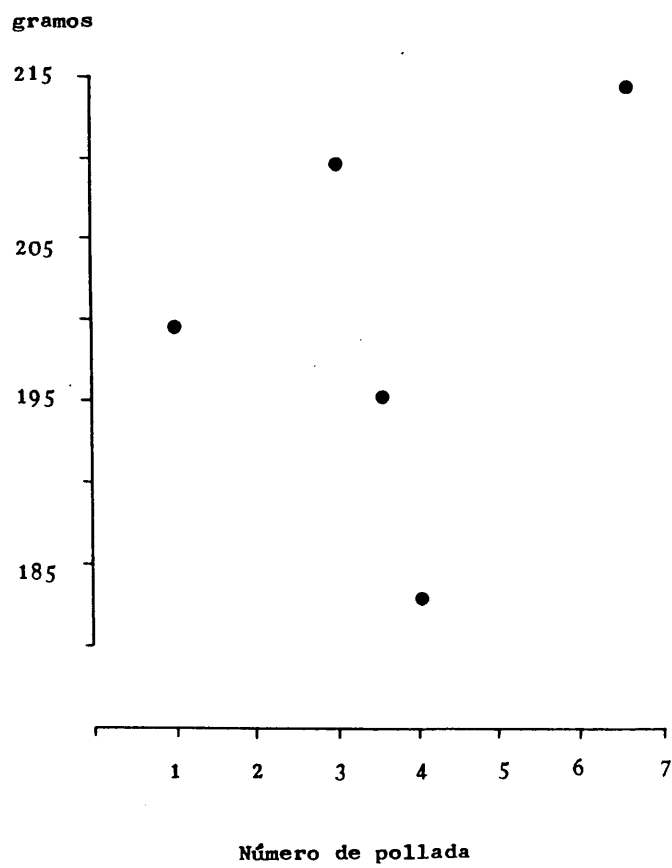


Figura 33: Relación entre el peso medio asintótico y el número de pollada en Falco tinnunculus.

En definitiva, los resultados obtenidos sugieren que la competición entre hermanos no constituye un factor determinante del peso sintótico, sino que éste parece al menos en parte heredado, circunstancia señalada por Murton, Isaacson y Westwood (1963) en Columba palumbus. No sucede lo mismo con el crecimiento diario, parámetro que exhibe una considerable variación dentro de cada pollada. En general, la elevación del peso asintótico va asociada a un incremento del crecimiento ponderal diario, pero la tendencia opuesta ha sido también registrada (figura 34). El mantenimiento o ligera reducción de la ganancia diaria de peso conforme el peso asintótico es más alto se ha registrado en los pollos criados en cautividad y en los hermanos menores de polladas numerosas. Este hecho sugiere que el retardo de la normal velocidad de crecimiento, según el peso asintótico que alcanzará el pollo, constituye una estrategia para superar condiciones desfavorables, ya que en todos los casos los pollos considerados salieron adelante; además los criados por sus padres alcanzaron un peso asintótico similar al de sus hermanos mayores y abandonaron el nido casi a la vez que éstos. Seguramente la escasez de alimento disponible por competencia con los hermanos en el caso de polladas numerosas o la falta de algún elemento importante para el crecimiento en el caso de los individuos criados en cautividad constituyen los principales factores limitativos responsables del retardo de la ganancia diaria de peso.

Nuestros resultados en el cálculo de la energía diariamente metabolizada a lo largo del periodo de crecimiento aproximadamente lineal (3 a 14 días), 5.03 kilocalorías por gramo de incremento de peso, se ajustan a la generalidad de lo encontrado en otras aves (véase Drent y Daan, 1980). Es decir, una diferencia de incremento diario de peso de 1 gramo está asociada a este costo calórico. Consiguientemente, el allanamiento de la curva de crecimiento, o lo que es lo mismo, el retardo de la ganancia diaria de peso no impide

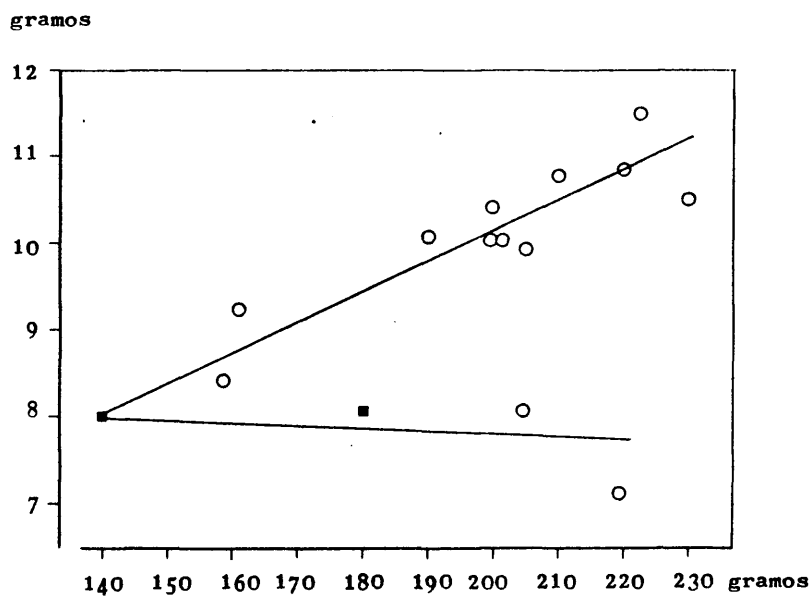


Figura 34: Relación entre el peso asintótico (abscisas) y la tasa de incremento diario de peso (ordenadas) en pollos de Falco tinnunculus. Puntos: en la naturaleza; cuadrados: en cautividad.

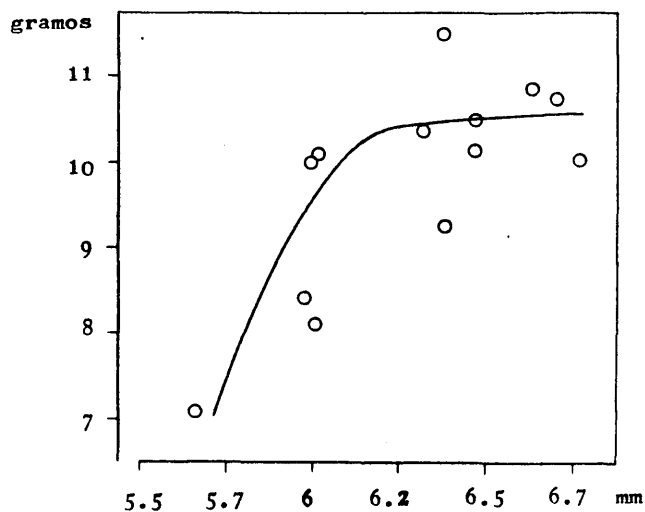


Figura 35: relación entre el incremento diario de peso (ordenadas) y el incremento diario de longitud de la tercera primaria (abscisas) en pollos de Falco tinnunculus.

el logro de un peso asintótico normal y en contrapartida permite una reducción de los costos de mantenimiento del pollo a lo largo del periodo global de crecimiento (véase Drent y Daan, 1980 y referencias allí contenidas).

El incremento diario de la longitud de las primarias no muestra diferencias significativas entre polladas (tabla 18). La variabilidad de este parámetro es muy reducida y no guarda aparente correlación con el peso asintótico, pero sí con el incremento diario de peso; no obstante esta correlación parece ser curvilínea, notándose sólo una clara reducción del grado de incremento de la longitud de la pluma por debajo de determinados valores críticos del segundo de estos parámetros (figura 35). Es decir, el desarrollo del plumaje tiende a ser independiente del peso que alcanzará el pollo al final del desarrollo y en gran medida de la tasa diaria de crecimiento ponderal, aunque parece existir un valor crítico para esta última por debajo del cual se registra un retardamiento de su velocidad de crecimiento.

Algunos autores han señalado que las posibles deficiencias nutricionales tienden a incidir sobre el crecimiento ponderal, en tanto el crecimiento del plumaje mantiene una acusada estabilidad, no viéndose afectado hasta aquellas situaciones de hambre extrema del organismo en crecimiento (referencias en Ricklefs, 1968). Nuestros resultados se ajustan en parte a esta tesis, pero el retardo del crecimiento del plumaje acontece antes de que las deficiencias nutricionales amenacen la vida del pollo, de manera que aún a costa de un ligero alargamiento del periodo de permanencia en el nido o en sus alrededores se llega a su completo desarrollo (véase también Lack y Silva, 1949).

Parece obvio que la energía obtenida por un individuo en crecimiento es utilizada prioritariamente en el mantenimiento de las estructuras ya formadas y sólo cuando estas necesidades han sido

TABLA 18

Análisis de varianza de los valores de crecimiento diario de la 3ª primaria en 4 polladas de Falco tinnunculus.

Polladas				
	1	2	3	4
			6.37	
	6.38		6.62	
	6.78	5.98	6.70	
	6.06	6.46	5.66	
	5.95	6.41	6.00	6.30
<hr/>				
Fuente de variación	g.l.	SS	MS	Fs
Y - Y Entre grupos	3	0.001	0.0003	0.002
Y - Y Dentro de grupos	9	1.309	0.145	
Y - Y Total	12	1.31		
<hr/>				
F .05 (3, 9)= 3.86				
<hr/>				

cubiertas el organismo utiliza el exceso en la biosíntesis de nuevas estructuras, comenzando por aquellas que tienen un valor superior para su supervivencia. En el caso de Falco tinnunculus y de la mayoría de las aves con desarrollo nidícola estas estructuras son básicamente las plumas de vuelo y desde que comienzan a desarrollarse francamente, ya hemos visto que el resto de las estructuras corporales medidas sufren un retardo considerable en su crecimiento. La eficiencia ecológica de crecimiento decae bruscamente a partir del momento en el que apunta el plumaje, en tanto el metabolismo por gramo y día se incrementa con respecto a los periodos en los que su crecimiento es nulo o escaso; esto sugiere la importancia que tiene la formación de estas estructuras en la bioenergética del crecimiento.

En definitiva pues, el desarrollo del plumaje supone una franca reducción de la energía utilizada en otras funciones biosintéticas, hecho que se acentúa cuando las circunstancias de suministro de alimento son menos favorables (competencia entre hermanos en polladas numerosas, fundamentalmente). Es indudable que el retardo en la adquisición de las funciones de madurez<sup>(1)</sup> debe incrementar los riesgos de muerte por acción de predadores, sobre todo en aquellas especies que nidifican en lugares expuestos (Lack, 1968). Este hecho ha llevado a Ricklefs (1968, 1973) a postular que las aves tienden a maximizar la tasa de crecimiento aún a costa de la reducción del número de pollada. Dicha maximización parece cierta en lo que respecta al desarrollo del plumaje - y presumiblemente de las estructuras implicadas en el ejercicio del vuelo - , que capacita al ave para abandonar el nido y escapar a los predadores. El crecimiento ponderal, por el contrario, experimenta acusadas alteracio-

---

(1) Nos referimos a funciones de madurez como aquellas que son propias del adulto, con excepción de las reproductoras.

nes. La flexibilidad de este parámetro posibilita un ahorro energético que asegura el rápido desarrollo de los órganos que capacitan al ave para huir de la fuerte predación potencial a la que está expuesta durante el periodo de permanencia en el nido.

### 5.3. DIFERENCIAS ENTRE LOS MODELOS DE CRECIMIENTO DE CERNICALOS ESPAÑOLES Y CENTROEUROPEOS

Estrechamente asociadas a las argumentaciones precedentes, tratamos aquí las diferencias más sobresalientes entre los modelos de crecimiento que siguen nuestros cernícalos y los del centro de Europa, según la información que sobre estos últimos ha proporcionado Cavé (1968). La comparación se ha llevado a cabo básicamente en función de los parámetros de la curva de crecimiento definidos por Ricklefs (1968): magnitud, forma y grado de crecimiento.

La magnitud de la curva de crecimiento, es decir, el peso relativo al del adulto alcanzado por el pollo inmediatamente antes de abandonar el nido no difiere significativamente entre ambas áreas geográficas. Las diferencias que se notan entre los pesos asintóticos de sendos grupos de cernícalos son seguramente consecuencia del mayor peso de los adultos de las poblaciones centroeuropeas (tabla 19). En ambos grupos, el peso que alcanzan los pollos al final del desarrollo es similar o ligeramente superior, en promedio, al de los adultos. En el caso de los cernícalos ibéricos debe tenerse en cuenta que los pesos reflejados en la tabla 19 han sido tomados de ejemplares de museo y pueden estar algo infravalorados. Sin embargo, la diferencia de peso entre los cernícalos de las dos áreas consideradas es demasiado acusada para ser sólo consecuencia de este hecho.

La curva que expresa el crecimiento ponderal de los cernícalos estudiados por Cavé puede ser convenientemente transformada en una

TABLA 19

Valores medios e intervalos de variación del peso de Cernícalos Vulgares (Falco tinnunculus). Los datos se han tomado de la Estación Biológica de Doñana para los españoles y de Cramp y Simmons (1979) para el resto.

	machos			hembras		
	nº individuos	peso medio	interv. var.	nº individuos	peso medio	interv. var.
Alemania	20	195.4	143-218	20	230.4	154-283
Italia	22	190	175-230	16	225	200-260
Italia	43	200	163-252	61	218	170-290
Holanda	9	213	193-238	14	252	222-299
España	5	159	129-210	9	170.2	125-266



línea recta mediante una ecuación logística, en tanto en el caso de los nuestros se ajusta mejor por una ecuación de Gompertz (figura 36). Este hecho traduce una notable lentitud de la ganancia diaria de peso en los cernícalos del Guadarrama, más en la línea de lo que es característico de aves de tamaño notablemente superior (véase Ricklefs, 1968, 1973); conviene recordar que la forma de la curva de crecimiento no depende de la asíntota alcanzada (Ricklefs, 1968).

Para cuantificar la tasa de incremento de peso hemos utilizado el inverso de la constante de crecimiento  $K$ , ya que los valores que toma este parámetro, que expresa el tiempo necesario para crecer entre el 10 y el 90% de la asíntota, son directamente comparables aún correspondiendo a curvas ajustadas mediante ecuaciones diferentes (Ricklefs, 1967). Los resultados obtenidos - 13.55 para los cernícalos centroeuropeos y 18.16 para los nuestros - sugieren que el ritmo de ganancia diaria de peso de nuestros cernícalos es notablemente más lento que el de los centroeuropeos, amén de que el modelo general de crecimiento difiera netamente entre ambas poblaciones.

Desafortunadamente, Cavé no proporciona datos de desarrollo del plumaje, aunque del tiempo de estancia en el nido, que ha establecido para los pollos por él estudiados, puede asegurarse que las diferencias a este respecto entre ambas áreas geográficas son mínimas. Por consiguiente, lo anteriormente afirmado al hablar de las diferencias observadas en el crecimiento dentro del grupo de los cernícalos del Guadarrama sería igualmente aplicable al considerar el grupo más amplio de los cernícalos europeos. Es decir, el modelo general de desarrollo tendería a maximizar el crecimiento de las estructuras con un alto valor de supervivencia, en tanto el crecimiento ponderal se adaptaría a las disponibilidades energéticas de cada caso particular, llegando incluso a patrones de ganancia dia

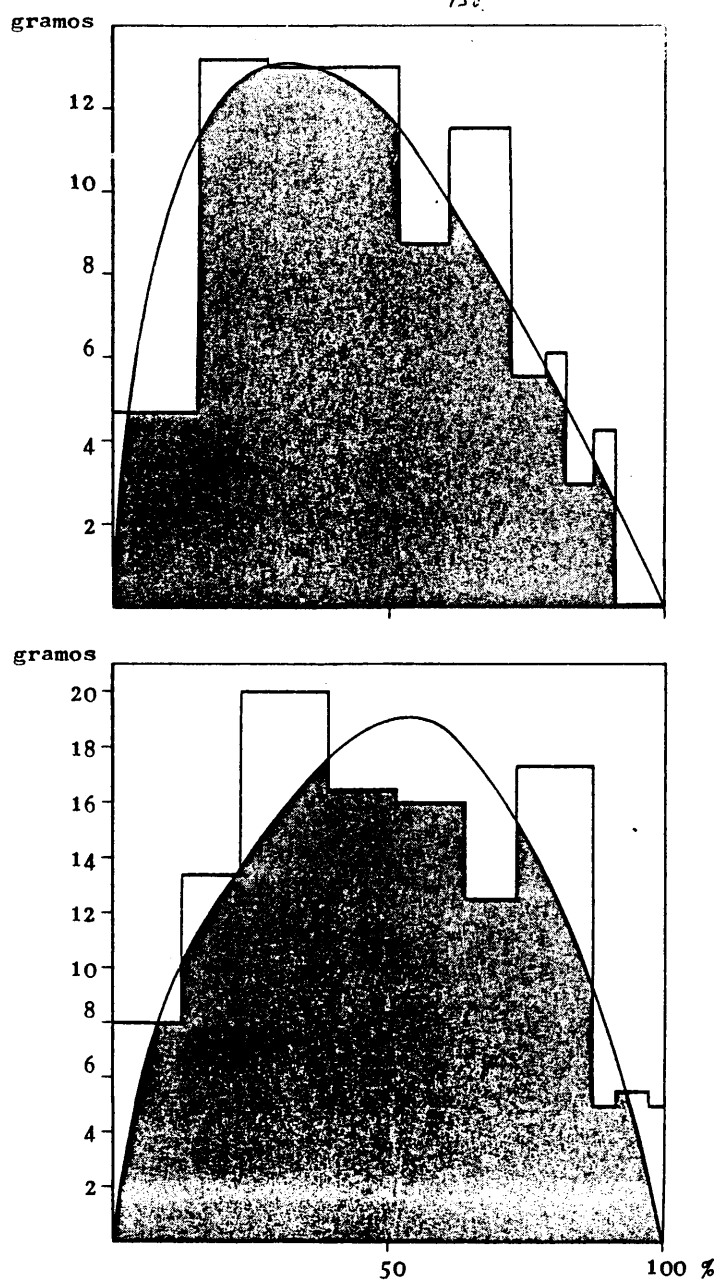


Figura 36: Ganancia de peso en función del porcentaje de la asíntota en cernícalos (*Falco tinnunculus*) ibéricos (arriba) y centroeuropeos (abajo).

ria de peso más propios de aquellas especies que por su elevado tamaño no corren grandes riesgos de predación y cuya limitación fundamental parece ser la obtención del alimento.

#### 5.4. DISCUSION

Lack (1968) ha establecido que el crecimiento dentro de la especie está contrabalanceado frente al número de pollada por lo que respecta al número de descendientes que pueden dejar los padres que alimentan a sus pollos. Consiguientemente y dado que las aves tienden a maximizar el número de jóvenes que llegan a edad reproductora, la flexibilidad del modelo de crecimiento tiene un importante valor adaptativo. En contra de esta tesis, Ricklefs (1973, 1976) ha argumentado que las aves crecen en general según una tasa máxima impuesta por restricciones fisiológicas; es decir tienden a minimizar la duración del periodo de desarrollo aún a costa de reducir el número de pollada. Esta predicción se muestra sin embargo en franca discrepancia con la variabilidad de la tasa de crecimiento observada en especies que crían un único pollo (Drent y Daan, 1980). Por otro lado Lack (1948) ha demostrado que el periodo de desarrollo difiere significativamente entre las especies que nidifican en lugares protegidos y aquellas que lo hacen al descubierto, hecho sugerente de que la predación, como factor de selección natural, desempeña un papel fundamental en la aceleración del desarrollo de pollo y por tanto en el acortamiento del periodo de exposición a los numerosos agentes de mortalidad que operan sobre el individuo en crecimiento. En ausencia de dichos agentes o cuando están muy disminuidos, el crecimiento es en general más lento, hecho que tiene una ventaja incuestionable si admitimos que las diferencias en la tasa de crecimiento están asociadas al costo energético de biosíntesis y mantenimiento (Drent y Daan, 1980). La maximización

zación del desarrollo de las estructuras anatómicas apropiadas - en el caso de la mayoría de las aves son éstas las plumas de vuelo y la musculatura asociada - minimiza la duración del periodo de estancia en el nido de los pollos y reduce el riesgo de mortalidad debida a la predación. No obstante, después de abandonado el nido, la mortalidad debida a este agente sigue siendo muy alta durante algún tiempo, al menos en aves de pequeño y mediano tamaño, debido a que la capacidad de escape a los predadores no sólo depende del perfecto desarrollo de estructuras anatómicas, sino además de una coordinación funcional que únicamente se consigue después de un periodo de aprendizaje. En definitiva, el compromiso evolutivo entre la elección de una estrategia basada en una alta productividad y un desarrollo lento o de otra caracterizada por niveles inferiores de producción y rápida adquisición de las potencialidades de escape a los predadores debe estar decisivamente influido por la tasa de mortalidad en el nido y una vez abandonado éste.

La consideración de algunos factores ecológicos con operatividad diferencial sobre el proceso de reproducción de los cernícalos centroeuropeos e ibéricos puede aportar información acerca de las interdependencias existentes en esta especie entre el desarrollo postembrionario, el tamaño de la pollada, la tasa de mortalidad juvenil y el grado de disponibilidad alimentaria. Empezando por este último factor, diremos que dicha disponibilidad es en Centroeuropa, como consecuencia de la acusada dependencia que Falco tinnunculus muestra allí de los microtinos (Cavé, 1968), altamente fluctuante y puede erigirse en un momento dado en un importante factor limitativo, hecho en el que influyen poderosamente diversos factores ambientales (Cavé, op. cit.). Contrasta esta situación con la que acontece en el medio mediterráneo por nosotros estudiado; aquí la distribución temporal del alimento disponible es más uniforme, aunque en conjunto es menos abundante. Parece entonces que la estrate

gía más adecuada en los medios templados centroeuropeos es el aprovechamiento de los momentos de elevada disponibilidad de alimento con una rápida ganancia de peso de los pollos. El depósito de grasa que esto parece llevar implícito constituye una reserva calórica que facilitará el paso a una autosuficiencia alimentaria y que minimizará las consecuencias de una falta de aporte de comida por los padres cuando las condiciones sean adversas (Drent y Daan, 1980).

En áreas mediterráneas la actuación continua del alimento como factor limitante, en gran medida como consecuencia del reducido tamaño medio de las presas aquí capturadas, incide en un ahorro del costo asociado a la formación de depósitos grasos que se traduce en un retardo del incremento diario de peso. Este hecho, sin embargo, no debe incidir negativamente sobre las posibilidades de supervivencia de los pollos desde el momento en que la disponibilidad de alimento no sufre oscilaciones importantes a corto plazo y por consiguiente el riesgo de una falta temporal del mismo es prácticamente inexistente. La bondad climática de las áreas mediterráneas, especialmente la ausencia casi total de precipitaciones durante el periodo de nidificación, coadyuva de forma importante a este hecho. La elevada densidad en dichas áreas de determinadas presas de fácil captura incluso para los poco experimentados jóvenes - ortópteros, fundamentalmente - debe incidir en un considerable alivio del esfuerzo parental en el momento subsiguiente al abandono del nido por los pollos, ya que éstos serán entonces capaces de conseguir por si mismos una buena parte del alimento que necesitan. En las áreas centroeuropeas, la dependencia de la población de cernícalos de presas más hábiles determina seguramente un largo periodo de suministro de presas a los jóvenes a partir del momento en que son capaces de volar. En estas circunstancias y considerando que en dicho periodo el mantenimiento del pollo podría tener un costo adi-

cional (Royama, 1966), las reservas acumuladas durante el crecimiento tienen una utilidad evidente.

De la información suministrada por Cavé puede concluirse que en Centroeuropa la mortalidad de Falco tinnunculus tanto durante su estancia en el nido como sobre todo a lo largo de las primeras semanas de vida libre es alta. En este último intervalo temporal deben operar decisivamente factores de mortalidad asociados a la dispersión hacia áreas más o menos distantes del lugar de nacimiento. En el caso de los cernícalos estudiados por nosotros la mortalidad es también elevada, pero en las bajas que tienen lugar en la fase juvenil parece jugar un papel preponderante la predación (véase en el apéndice 1 el relativo alto número de cernícalos jóvenes capturados por otras rapaces). Por consiguiente, en ambas situaciones, tanto la minimización de la duración del periodo de crecimiento como la maximización del número de pollada tienen ventaja para llevar a edad reproductora al máximo número de individuos. La fijación de la duración del susodicho periodo por selección natural estaría entonces contrabalanceada frente al número de posibles descendientes por puesta, pero las diferencias entre parejas y entre años sucesivos para una misma pareja parecen ser reguladas no por la manipulación de estos parámetros sino por la variación de la velocidad del crecimiento ponderal, que tiende a optimizar ambos.

La variación de la tasa de crecimiento ponderal como forma de regulación de la eficiencia reproductiva ha sido argumentada por Lack (1968) y posteriormente defendida por Drent y Daan (1980) en contra de las ideas de Ricklefs (1973). La tesis defendida por este último autor, que establece una maximización de la velocidad de crecimiento a costa del tamaño de la pollada, parámetro este último que actuaría normalmente como regulador de la producción, no parece ser muy sólida habida cuenta de la variedad de factores limita-

tivos que operan sobre la reproducción de las aves. En aquellas condiciones en las que el alimento puede pasar de ser superabundante a erigirse como elemento limitante en un corto lapso de tiempo, la estrategia propuesta por Ricklefs tiene indudables ventajas, ya que dota al pollo de un acúmulo de reservas que minimiza los riesgos de muerte por hambre. Sin embargo, cuando la predecibilidad de la disponibilidad de alimento es alta pese a actuar éste como factor continuamente limitativo, como parece ser el caso en los ecosistemas mediterráneos, la economización de los costos que lleva implícitos la formación de depósitos grasos en favor de la biosíntesis de estructuras que capaciten al pollo para escapar a los predadores y para conseguir el alimento, sin reducir por ello el tamaño de la pollada, parece la estrategia óptima.

La mortalidad juvenil actúa a nuestro juicio como factor último en la determinación de la tendencia a la maximización del crecimiento del plumaje de vuelo y del tamaño de la pollada, explicable en términos del valor de supervivencia a largo plazo que dicha maximización lleva implícito. El ajuste de la tasa de crecimiento ponderal constituye el mecanismo básico regulador de la eficiencia reproductiva según la calidad de las condiciones ambientales. Por debajo de un cierto valor de este parámetro, los dos anteriores inician una paulatina reducción, lo que sugiere que prima el mantenimiento de la vida del individuo aún a costa del retardo en el crecimiento de dichas estructuras y por tanto del alargamiento del periodo de estancia en el nido.

## 6. DISTRIBUCION DE LOS RECURSOS ECOLOGICOS ENTRE LOS MIEMBROS DE LA COMUNIDAD

El estudio de los modos en que los recursos de un ecosistema son distribuidos entre los integrantes de una comunidad animal, y con más motivo su expresión matemática, requiere la delimitación previa de aquellos que contribuyen eficazmente a una segregación interespecífica y en definitiva a la estructuración comunitaria. La reformulación del concepto de nicho ecológico por Hutchinson (vease Vandermeer, 1972; Whittaker *et al.*, 1973) ha proporcionado una útil vía para una descripción operativa al caracterizar a una población por su posición a lo largo de una serie de ejes ambientales que constituyen unidades o elementos de un espacio multidimensional o nicho de hipervolumen. De cualquier forma, el número e identidad de las dimensiones del nicho variarán según qué comunidad estemos considerando. Pianka (1973, 1974) y Schoener (1974) han establecido hábitat, alimento y tiempo como dimensiones fundamentales, en tanto Cody (1968, 1974) añade la estratificación vertical de las áreas de alimentación y el comportamiento alimentario en las comunidades por él estudiadas. Según Schoener (1974), la distribución de recursos según un eje ambiental temporal tiene como norma general una importancia muy pequeña en las comunidades animales, ya sea desde un punto de vista de actividad circadiana o estacional. En nuestra comunidad, este eje separa dos grupos de especies muy bien definidos ecológica y taxonómicamente (Falconiformes y Estrigiformes), pero en cada uno de ellos no parece posibilitar una segregación eficaz (Lundberg, 1980; Thiollay, 1980).

Teniendo en mente todo lo expuesto, hemos considerado el hábitat y el alimento como los recursos o ejes ambientales básicos para la estructuración de nuestra comunidad. La técnica de caza, estrechamente asociada al tamaño y estructura anatómica y por tanto



a la dieta y al hábitat de alimentación (Brown, 1976; Newton, 1979), será asimismo considerada, en la línea de Cody, como dimensión del nicho de hipervolumen. Igualmente habrá que tener en cuenta que existen varias posibles formas o escalas en las que las citadas dimensiones pueden estar implicadas en la organización comunitaria (vease Cody, 1974). En particular, el hábitat constituye un recurso complejo cuya distribución entre los miembros de la comunidad puede estar estructurada a distintos niveles que podemos considerar como subdimensiones de dicho eje ambiental. En principio hemos considerado como tales a la distribución altitudinal, al hábitat de nidificación y al hábitat de caza. Tanto en cada una de ellas como en las otras dimensiones, discutiremos si efectivamente constituyen vías de segregación interespecífica y en qué medida contribuyen a la estructuración comunitaria.

#### 6.1. CONSIDERACIONES METODOLOGICAS Y TRATAMIENTO DE LOS DATOS

El hecho de que los recursos a los que tiene acceso una especie o una comunidad no sean nunca totalmente independientes - y tampoco totalmente dependientes - (Pianka, 1974; Cody, 1974; May, 1975) determina que a la información obtenida en una dimensión del nicho se filtre parte de la de otras dimensiones. Se produce entonces una amalgama de datos que dificulta el reconocimiento del papel de las diferentes dimensiones en la segregación de los nichos interespecíficos globales. En una comunidad de rapaces esta filtración es particularmente intensa entre la subdimensión hábitat de caza y las dimensiones alimento y técnica de caza; es obvio que el hecho de que un predador capture preferentemente una determinada especie o grupo-presa no depende sólo de unas tendencias alimentarias prefijadas, sino también en gran medida de que esa presa se localice en el hábitat idóneo para el desarrollo de las técnicas de caza más

eficientes. Parece entonces lógico deducir de las estrechas relaciones de reciprocidad entre estos tres ejes ambientales, que deben haber actuado de forma imbricada a lo largo de la evolución determinando la posición relativa de cada elemento de la comunidad. Sin embargo, las profundas transformaciones a que la naturaleza se ha visto sometida en los últimos cientos de años por la acción del hombre deben haber incidido poderosamente sobre la cadena de relaciones que debía caracterizar a la biocenosis clímax. En concreto, es posible que en un ecosistema transformado, la presa óptima para una especie dada de acuerdo a su anatomía y a su técnica de caza no se localice en el hábitat más propio para el perfecto despliegue de sus potencialidades predatoras, creándose así una situación de compromiso que acaso no existiese en la situación clímax.

Por todo lo dicho, consideramos conveniente y en la medida de lo posible analizar cada dimensión del nicho ecológico disponiendo los datos de forma que en la información obtenida en cada una de ellas quede minimizada la procedente de las restantes.

En cuanto al procesado de los datos, diremos que en cada dimensión se ha construido una matriz que expresa la superposición en el uso del recurso en cuestión por cada uno de todos los posibles pares de especies de la comunidad. Como índice de superposición se ha utilizado la fórmula de Pianka (1973), basada en la desarrollada por Levins:

$$O_{jk} = O_{kj} = \frac{\sum_i^n p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \cdot \sum_i^n p_{ik}^2}}$$

donde  $p_{ij}$  y  $p_{ik}$  son las frecuencias de utilización de los recursos incluidos en la clase  $i$  por las especies  $j$  y  $k$ , respectivamente. Esta fórmula proporciona un valor sencillo de superposición de nicho para cada par de especies comparadas, no inferior a 0 ni supe-

rior a 1.

La amplitud del nicho se ha medido mediante un índice basado en el de Simpson (Pielou, 1969; Peet, 1974):

$$B = 1/\sum p_{ij}^2$$

donde  $p_{ij}$  tiene el mismo significado que antes. Los valores del índice se han tipificado en cada caso, ya que el número de categorías establecidas no ha sido siempre el mismo. De esta forma, las amplitudes de los nichos en las diferentes dimensiones y subdimensiones pueden ser directamente comparadas.

La construcción de dendrogramas a partir de las matrices de superposición unidimensional se ha ejecutado por el procedimiento descrito por Cody (1974).

El cociente entre el valor promedial de las amplitudes de los nichos específicos en una dimensión dada y el valor promedial de superposición a lo largo de dicha dimensión se ha tomado como un estimador de la diversidad en la utilización por la comunidad del recurso que ésta representa. Los valores del mencionado cociente están acotados entre 0 y 1.

## 6.2. HABITAT

### 6.2.1. Distribución altitudinal

Para cuantificar la utilización por las distintas especies de rapaces diurnas del gradiente altitudinal se han establecido cinco categorías. El límite inferior considerado - 1000 metros s.n.m. - corresponde a lo que podemos denominar pie de sierra y constituye la frontera con un ecosistema muy diferente del estudiado por nosotros (vease el capítulo 3).

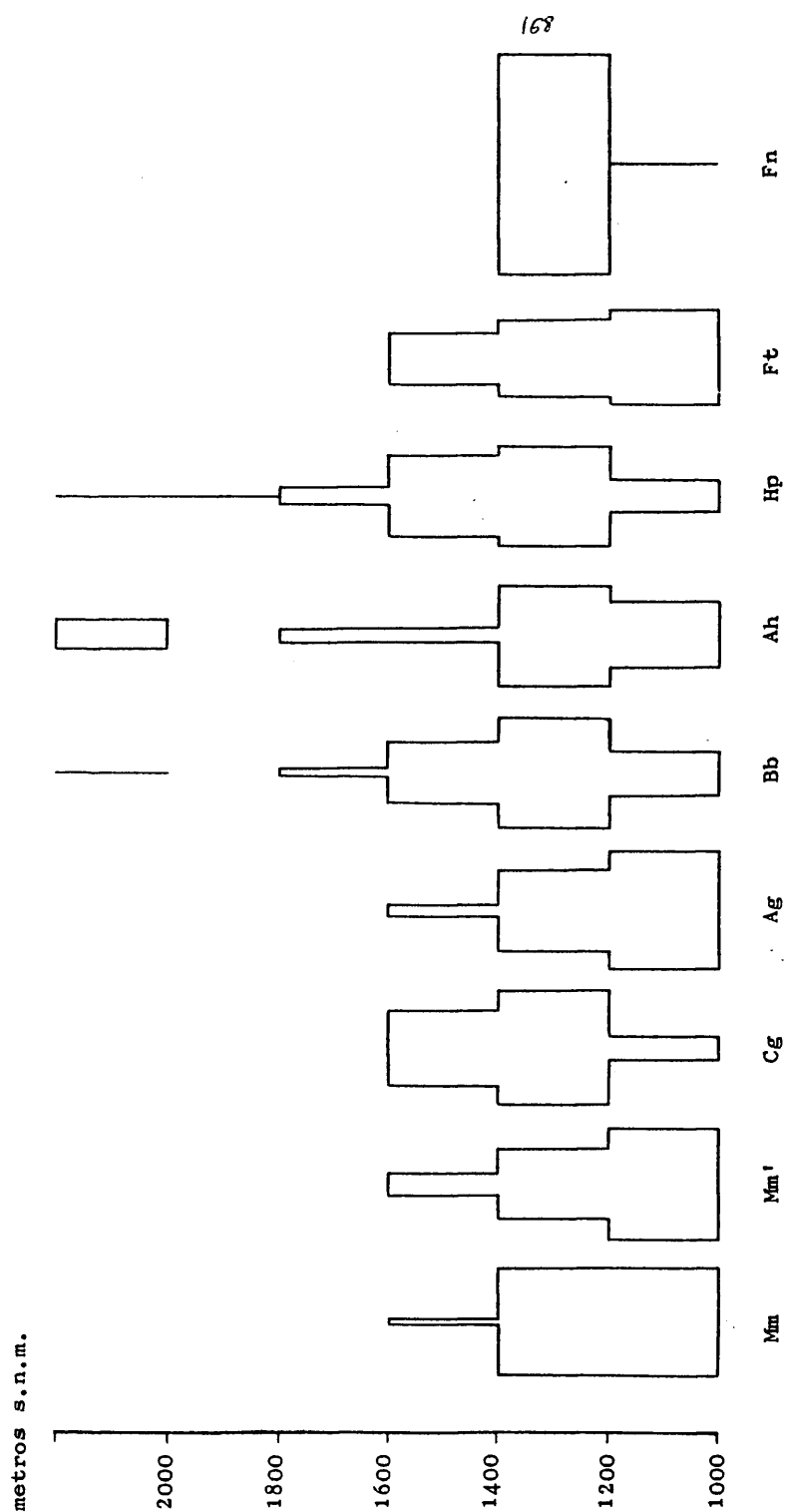


Figura 37: Frecuencias relativas de utilización de los estratos altitudinales considerados. Siglas de las especies como en la tabla 1.

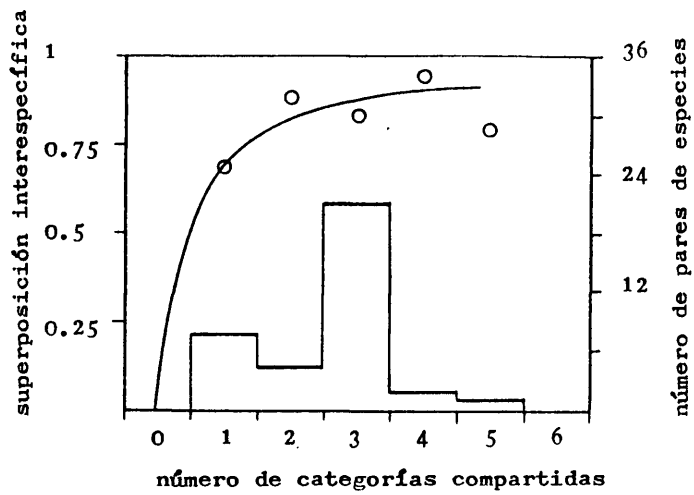


Figura 38: Grado de compartición de categorías altitudinales, expresado como número de pares distintos de especies que comparten un número determinado de categorías (histograma), y valores de superposición en cada nivel de categorías compartidas (círculos).

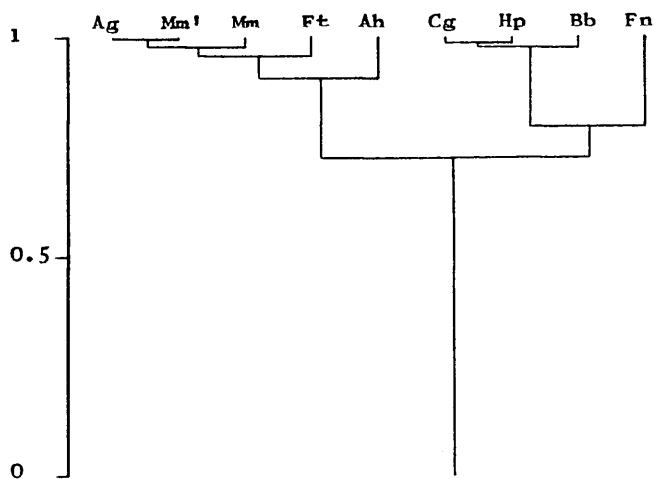


Figura 39: Dendrograma correspondiente a la matriz de superposición en la subdimensión "distribución altitudinal".

TABLA 20

Parámetros comunitarios en las diferentes dimensiones y subdimensiones consideradas. 1: Superposición media (media aritmética de los elementos de la matriz de superposición correspondiente). 2: Desviación típica de los elementos de la matriz de superposición. 3: Diversidad en el uso del recurso en cuestión por la comunidad. 4: Amplitud promedial de nicho específico. Véase el texto.

170

	1	2	3	4
Distribución altitudinal	0.814	0.104	0.486	0.396
Hábitat de nidificación	0.373	0.353	0.860	0.321
Hábitat de caza	0.521	0.269	0.894	0.466
Técnica de caza	0.534	0.254	0.882	0.471
Alimento	0.335	0.285	0.710	0.238

Examinando la figura 37, que expresa el grado de utilización de los diferentes pisos altitudinales establecidos, es fácil darse cuenta de que la mitad superior del intervalo abarcado es escasamente frecuentado. Sólo tres especies pueden ser observadas con cierta frecuencia en esta zona e incluso éstas muestran una marcada preferencia por los estratos inferiores.

La elevación del número de categorías compartidas por dos o más especies supone un rápido incremento de la superposición de sus nichos respectivos a lo largo de esta subdimensión (figura 38). Si a esto añadimos que una buena parte de todos los posibles pares de especies comparten la mitad de las categorías, es esperable un acusado empaquetamiento de los integrantes de la comunidad en el uso de este potencial recurso ecológico (figura 39 y tabla 20). Como además el valor medio de amplitud de los nichos específicos no es excesivamente bajo (tabla 20), la diversidad de utilización del susodicho recurso es reducida si la comparamos con la registrada en las otras dimensiones y subdimensiones.

La observación del dendrograma de la figura 39 permite distinguir un grupo de especies que podríamos denominar de pie de sierra, constituido por Accipiter gentilis, Milvus milvus, Milvus migrans y Falco tinnunculus. La frecuencia de observación de dichas especies disminuye conforme ascendemos en altitud; por encima de los 1600 metros los contactos son esporádicos o no existen.

Un segundo grupo está integrado por especies más montanas; son éstas, Circus gallicus, Hieraetus pennatus y Buteo buteo. Sus respectivas frecuencias de observación se incrementan al pasar del estrato basal a los dos inmediatamente superiores; además son observadas todavía con cierta frecuencia más arriba de los 1600 metros s.n.m.

Aquila heliaca y Falco naumanni son dos especies que, aunque muy ligadas a las restantes por lo que respecta a la utilización

de este eje ambiental, exhiben tendencias hasta cierto punto originales. Así, Aquila heliaca frecuenta con más asiduidad los estratos inferiores, pero es observada con regularidad en altitudes muy elevadas. Falco naumanni ha sido detectado casi exclusivamente en las zonas llanas emplazadas por encima de los 1200 metros s.n.m., aunque su patrón de distribución a lo largo de este gradiente ambiental debe estar muy condicionado por la accesibilidad de puntos de nidificación apropiados, así como por sus reducidos efectivos poblacionales en el área estudiada.

En definitiva, los resultados obtenidos parecen indicar que la subdimensión que estamos ahora considerando tiene una escasa actuación en la segregación de los integrantes de la comunidad de falconiformes. El elevado valor de la superposición interespecífica, aún cuando el número de categorías compartidas es bajo, y la tendencia a una reducida diversificación de la comunidad global en el uso de este recurso potencial así lo atestiguan. Las pequeñas diferencias interespecíficas notadas son seguramente una consecuencia secundaria de la selección diferencial por los miembros de la comunidad de los hábitats de caza y de nidificación en función de determinados rasgos fisionómicos del tapiz vegetal, como seguidamente veremos, habida cuenta de que la variación altitudinal de ciertos factores ecológicos incide decisivamente sobre su conformación.

Así pues, el gradiente altitudinal en esta sierra constituye por sí mismo un eje ambiental con una contribución despreciable en la distribución de los recursos ecológicos globales y por tanto no será considerado al obtener la matriz multidimensional que pretende ser la expresión simplificada de la organización comunitaria para dicha distribución.



### 6.2.2. Hábitat de nidificación

Para la cuantificación de la distribución de los miembros de la comunidad sobre esta subdimensión del hábitat, se han establecido seis categorías que tienen en cuenta el porte medio y la densidad de los árboles en el entorno del nido, considerando a priori que son estos dos parámetros los que determinan de forma fundamental la respuesta selectiva de las falconiformes en nuestro ecosistema. Hemos intentado que la transformación de dos variables continuas en una discreta, y que por ello incluye una doble fuente de información, estuviese realizada de modo que en la medida de lo posible la variable resultante reflejase un gradiente de aclaramiento de la cobertura y de disminución de la altura de los árboles (tabla 21).

Dos especies, Aquila heliaca y Accipiter gentilis, eligen casi con exclusividad las formaciones maduras con elevada densidad de árboles de buen porte - en el caso de la primera de ambas, puede bastarle la presencia de un árbol corpulento en una formación de árboles de mediana altura -. El grupo constituido por Milvus milvus, Milvus migrans y Circaetus gallicus parece seleccionar el punto de nidificación sobre todo en función del porte del árbol, aunque se notan también preferencias de acuerdo al grado de cobertura. Lo dicho puede aplicarse también a Hieraetus pennatus, pero esta especie muestra una mayor diversidad en el uso de este recurso que el resto de los integrantes de la comunidad. Buteo buteo nidifica sobre todo en formaciones densas, aunque los árboles no sean altos; no obstante, las facies de arbolado aclarado e incluso los árboles aislados son utilizados cuando tienen una cierta altura o están en lugares poco transitados. Los cernícalos - Falco tinnunculus y Falco naumanni -, por último, son las especies más propias de las áreas abiertas. Precisan para nidificar arbolado poco denso o pies

TABLA 21

Frecuencias de utilización de las diferentes categorías de hábitat de nidificación consideradas, expresadas como porcentaje. Siglas de las especies como en la tabla 1.

	Nm	Nm'	Cg	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn
1.		28.5	50	100	53.3	100	28.5		
2.					33.3		21.4		
3.	58.3	57.1	50				42.8	17.9	
4.					6.6			25.6	
5.	41.6	14.2					7.1		
6.					6.6			53.8	
7.								2.5	100
n	24	7	2	6	15	5	14	39	8

1. Bosque natural, mixto o formado exclusivamente por pinos, y repoblaciones densas y antiguas. Altura media de los árboles superior a 10 metros.
2. Bosque natural constituido por árboles de altura media inferior a 10 metros. predominan las formaciones de pinos jóvenes, que constituyen un frente artificial de extensión del pinar climácico logrado mediante tala del robledal.
3. Repoblaciones poco densas con árboles por encima de los 10 metros de altura en promedio.
4. Repoblaciones poco densas con árboles por debajo de los 10 metros de altura en promedio.
5. Sotos caducifolios con árboles de más de 10 metros de altura.
6. Árboles aislados y sotos con árboles de menos de 10 metros.
7. Edificios.

aislados, sea cual fuere su porte, así como huecos en edificios (único lugar este último donde hemos registrado la nidificación de Falco naumanni). No hemos podido comprobar la nidificación de estas dos especies en rocas, aunque es seguro que dicha modalidad debe estar incluida al menos en el espectro de Falco tinnunculus. La dependencia que muestran todos los falcónidos de los nidos construidos por otras aves, cuando de nidificar en árboles se trata, puede incidir en el grado de selección de las diferentes facies arbóreas.

Las tendencias comentadas quedan bien plasmadas en el dendrograma de la figura 40. Tres especies, Aquila heliaca, Accipiter gentilis y Buteo buteo, constituyen un grupo con un elevado nivel de similitud en el uso del hábitat de nidificación; las tres eligen preferentemente para instalar sus nidos las formaciones clímax o las repoblaciones antiguas y densas con árboles de una altura elevada (figura 42). Su nivel de presencia en la comunidad depende entonces en gran medida de la superficie que ocupan las áreas forestales nada o poco degradadas. Un segundo grupo, relativamente independiente del primero en lo que atañe a la utilización del eje ambiental que estamos considerando, lo integran Circaetus gallicus, Milvus migrans, Milvus milvus y Hieraetus pennatus; las cuatro eligen preferentemente facies con densidad media de arbolado y utilizan frecuentemente las repoblaciones laxas de pinos a condición de que éstos tengan un cierto porte. Por último, Falco tinnunculus y Falco naumanni, como ya hemos visto, exhiben unas reducidas afinidades con el resto de las especies de la comunidad.

De forma general, los miembros de la comunidad se ordenan en un gradiente de aclaramiento y reducción del porte de los árboles, constituyendo tres grupos bien definidos. El primero, nidificante en las áreas menos degradadas; el segundo más propio de formaciones relativamente laxas y de repoblaciones relativamente recientes

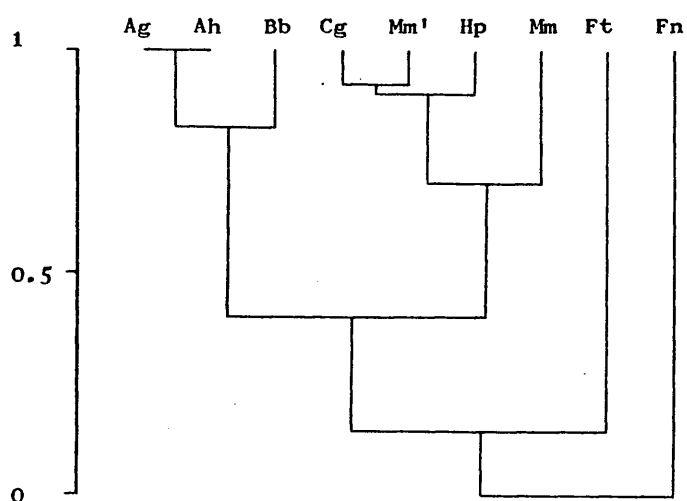


Figura 40: Dendrograma correspondiente a la matriz de superposición en la subdimensión "hábitat de nidificación".

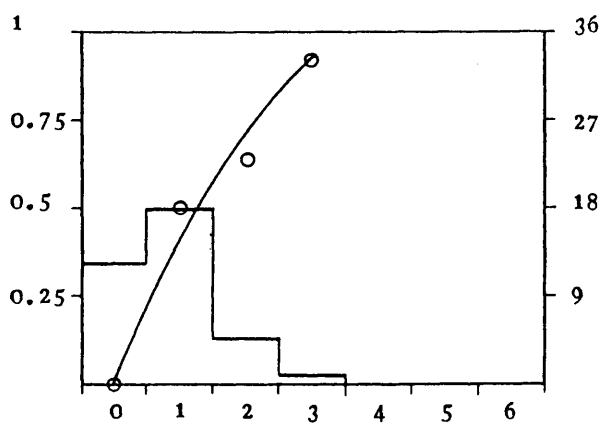


Figura 41: Idem figura 38 con respecto a la subdimensión "hábitat de nidificación".

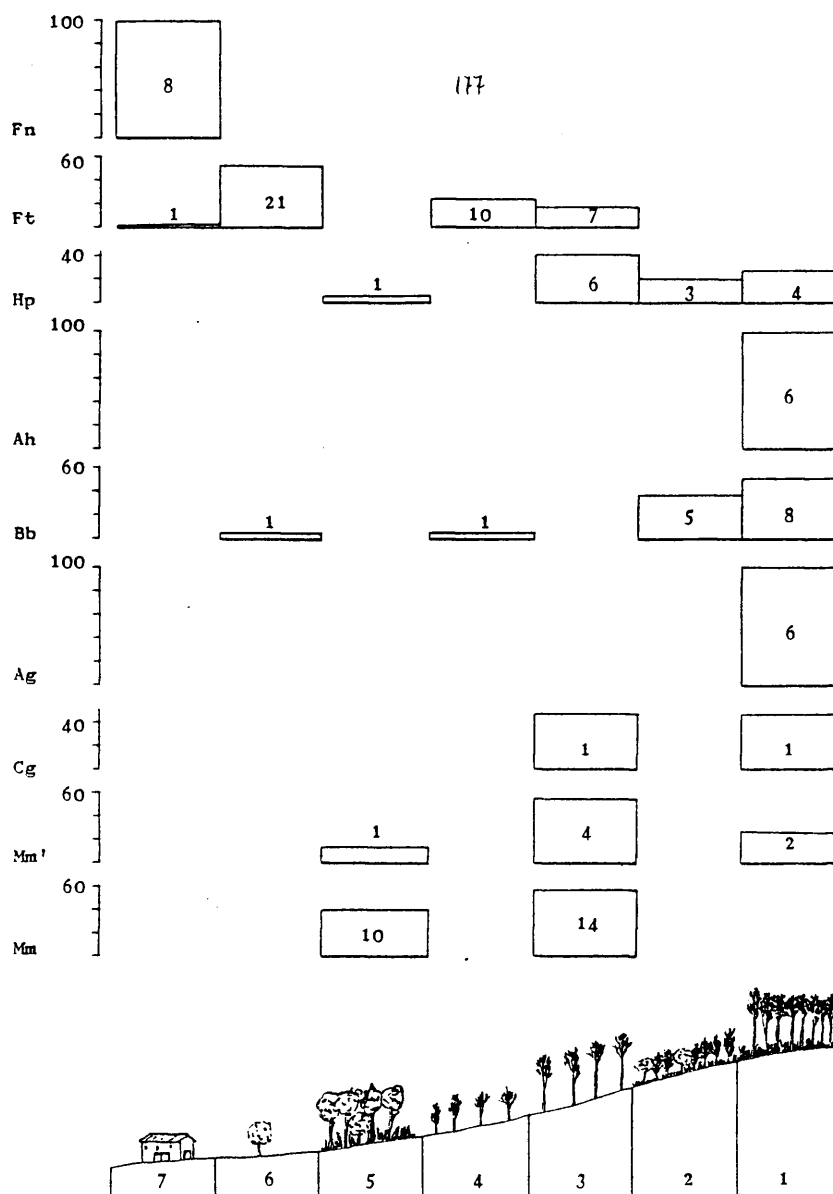


Figura 42: Porcentaje de utilización de las categorías de "hábitat de nidificación" consideradas por las falconiformes de la comunidad. Las cifras dentro de los rectángulos indican número de nidos. Numeración de las categorías como en la tabla 21.

y el tercero, característico de las áreas más deforestadas. En el extremo de esta tendencia se encuentra Falco naumanni, especie que ha perdido la capacidad de nidificar en árboles, en parte seguramente a causa de su carácter colonial, que le obliga a optar por un medio de nidificación que pueda soportar una alta densidad de parejas reproductoras.

Merece destacarse el hecho de la clara preferencia de las especies que componen nuestra comunidad por los pinos como especies soporte de los nidos. No hemos controlado ni un solo nido en encinas, pese a que este árbol configura el paisaje de extensas áreas del Guadarrama.

En la figura 41 se puede notar que la elevación del número de categorías compartidas por los miembros de la comunidad determina una rápida elevación de la superposición interespecífica en el uso del recurso que estamos considerando. Esto es indicativo de que las especies en cuestión, incluso las más generalistas, se encuentran escasamente segregadas en la porción del gradiente ambiental que comparten. No obstante, y puesto que la gran mayoría de todos los posibles pares de especies sólo comparten una o incluso ninguna de las categorías definidas, la superposición media del conjunto comunitario es relativamente baja, en tanto la diversidad global de utilización del recurso en cuestión puede considerarse muy alta (tabla 20).

En resumidas cuentas, la organización comunitaria para la utilización del hábitat de nidificación se caracteriza por el uso de una porción relativamente restringida del gradiente considerado, que es escasamente compartida por los restantes miembros de la comunidad.

### 6.2.3. Hábitat de caza

Hemos considerado que el grado de densidad del estrato herbáceo-arbustivo y el grado de cobertura de cobertura del estrato arbóreo constituyen parámetros preponderantes en la determinación de la selección del hábitat de caza y subsiguientemente en la segregación interespecífica. La necesidad de una cuantificación rápida de los atributos del hábitat en cada observación de un individuo en actitud de prospección hizo necesario establecer una serie de categorías, completamente arbitrarias y quizás excesivamente amplias, que permitiesen definir a grandes rasgos las facies de vegetación elegidas por las distintas especies consideradas. Para cada una de ellas se ha calculado una distribución de frecuencias de utilización de los estratos herbáceo-arbustivo (que denominaremos a partir de ahora herbáceo, por comodidad) y arbóreo, por separado, así como para la combinación de ambos, como realmente se presentan en el campo (tabla 22). Por otro lado hemos intentado una aproximación a las frecuencias con que dichas categorías se presentan en las áreas de estudio restringidas, a fin de averiguar algo acerca del grado de selección de las distintas facies de vegetación por las falconiformes en estudio. Se fijaron para ello dos itinerarios aproximadamente perpendiculares en cada una de las cuatro áreas restringidas en las que hemos desarrollado el trabajo. Estos itinerarios totalizan 60 kilómetros de recorrido lineal. Como índice de selectividad se ha utilizado la fórmula de Ivlev, anteriormente descrita (véase el capítulo 4.4.2.).

En la tabla 23 se muestran los valores que toma el índice para cada especie en las diferentes clases de hábitat establecidas. Dos especies, Accipiter gentilis y Hieraetus pennatus, seleccionan los grados de cobertura arbórea más altos - 2 y 3 -, aunque parecen mostrar cierta preferencia por la última de ambas categorías. El

TABLA 22

Frecuencias de utilización de las diferentes categorías de hábitat de caza consideradas, expresadas como porcentaje. Siglas de las especies como en la tabla 1.

		Mm	Mm'	Cg	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn
1	a	42.1	27.0	4.0	0	4.0	25.6	12.6	24.0	100
	b	0	6.7	12.0	0	15.6	20.5	2.9	6.0	0
	c	10.5	21.6	44.0	9.5	14.4	7.6	2.9	28.6	0
2	a	11.8	9.4	0	0	4.0	2.5	2.9	0.6	0
	b	9.2	18.9	12.0	0	9.8	15.3	3.8	36.0	0
	c	6.5	2.7	4.0	33.3	24.8	10.2	21.3	4.6	0
3		1.3	6.7	24.0	57.1	27.1	17.9	53.3	0	0
BPC		18.4	6.7	0	0	0	0	0	0	0
n		76	74	25	21	173	39	103	150	

Grados de cobertura arbórea: 1. 0 a 10%; 2. 10 a 40%; 3. 40%

Facies del estrato herbáceo-arbustivo: a. Pastizal terofítico; matorral escaso o nulo. b. Matorral camefítico mezclado con pastizal. c. Matorral fanerofítico; pastizal escaso o alto.

BPC: Basureros, pueblos y alrededores, carreteras.



TABLA 23

Valores del índice de Ivlev, como expresión del grado de selectividad de las diferentes categorías de hábitat de caza establecidas. Siglas de las especies como en la tabla 1.

	1a	1b	1c	2a	2b	2c	3	BPC	1	2	3	a	b	c
Mm	+0.270	-1	-0.270	+0.224	+0.191	-0.207	-0.918	+0.897	+0.135	+0.175	-0.887	+0.215	-0.213	-0.291
Mm'	+0.055	+0.006	+0.082	+0.115	+0.503	-0.574	-0.600	+0.741	+0.108	+0.147	-0.592	-0.162	+0.252	-0.160
Cg	-0.834	+0.286	+0.411	-1	+0.315	-0.428	-0.060	-1	+0.099	-0.194	-0.060	-0.783	+0.281	+0.238
Ag	-1	-1	-0.316	-1	-1	+0.538	+0.356	-1	-0.675	+0.167	+0.356	-1	-1	+0.440
Bb	-0.713	+0.401	-0.118	-0.311	+0.222	+0.426	+0.001	-1	-0.180	+0.239	+0.001	-0.592	+0.326	+0.162
Ah	+0.029	+0.509	-0.408	-0.491	+0.422	+0.012	-0.203	-1	+0.045	+0.085	-0.203	-0.116	+0.423	-0.279
Hp	-0.313	-0.391	-0.725	-0.440	-0.233	+0.362	+0.326	-1	-0.454	+0.084	+0.326	-0.131	-0.096	+0.145
Ft	-0.003	-0.052	+0.219	-0.838	+0.704	-0.364	-1	-1	+0.088	+0.270	-1	-0.275	+0.406	-0.076
Fn	+0.610	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	+0.340	-1	-1	+0.394	-1	-1

grado 2 es elegido con prioridad a los restantes por Milvus milvus, Milvus migrans, Buteo buteo, Aquila heliaca y Falco tinnunculus, pero todas ellas, con excepción de Buteo buteo, seleccionan también el grado 1. Sólomente Circaetus gallicus y Falco naumanni muestran preferencia por la facies de más baja cobertura, aunque en el caso de Circaetus gallicus la selección es muy poco marcada. Esta última especie y Aquila heliaca utilizan el eje ambiental definido por la cobertura arbórea de forma muy generalista, sin que se observe una tendencia clara a la selección de una facies determinada.

En cuanto al estrato herbáceo, empezaremos haciendo notar que las especies que prefieren cazar en la facies con mayor cobertura arbórea de las tres que hemos definido - Accipiter gentilis y Hieraeetus pennatus -, seleccionan con exclusividad la categoría c. Las áreas de reducida densidad del estrato herbáceo - categoría a - son elegidas por Milvus migrans y Falco naumanni; en ninguna de ambas especies se nota una selección de cualquiera de las otras facies. Las restantes especies optan por la categoría b, aunque en alguna de ellas - particularmente Circaetus gallicus - es clara igualmente la selección de facies con mayor grado de cobertura.

Conviene resaltar el hecho de que la progresiva reducción del grado de cobertura arbórea conlleva una mayor variedad en la estructura del estrato herbáceo (figura 43). Esto determina que cuanto menos arbolado es el medio en el que caza un individuo, mayor sea el abanico de opciones a la hora de seleccionar la facies herbácea en la que buscar a la presa. En general, se nota una mayor selectividad del estrato herbáceo que del estrato arbóreo; normalmente sólo una categoría de las tres establecidas en el primero es activamente seleccionada, frente a dos con mucha frecuencia en el segundo.

Parece lógico pensar que la selección de la cobertura arbórea

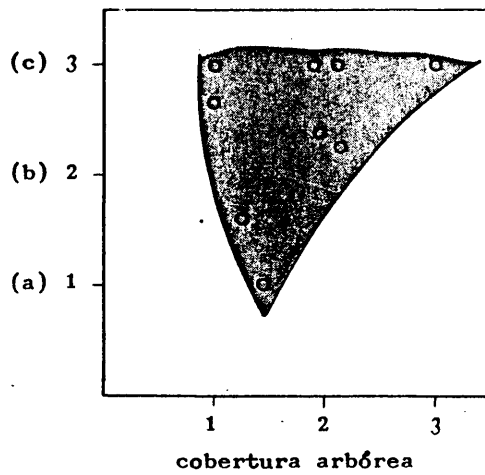


Figura 43: Relación entre la cobertura arbórea y la facies del estrato herbáceo-arbustivo en nueve itinerarios de muestreo.

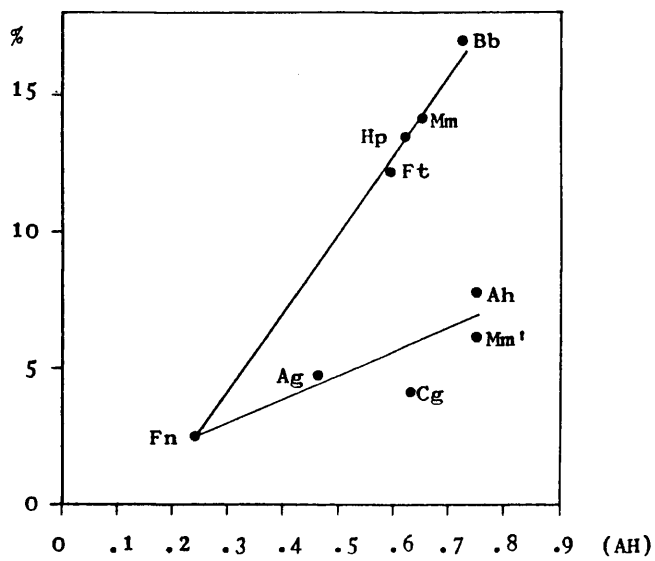


Figura 44: Relación entre la "adecuación del hábitat" (AH) para las especies de falconiformes de la comunidad y el porcentaje del metabolismo total de la misma que corresponde a cada una de ellas.

está fuertemente influida por la estructura anatómica y las técnicas de caza que caracterizan al predador en cuestión, en tanto la selección de la cobertura herbácea viene fundamentalmente determinada por el tipo de presa perseguido y por su accesibilidad. Las complejas conexiones entre todos estos parámetros, a las que ya nos hemos referido, hacen preferible posponer la discusión de la selección de ambas facetas de la fisionomía de la vegetación para cuando hayamos analizado todas las dimensiones del nicho.

De cualquier forma, la consideración conjunta de los dos grupos de categorías definidos (cobertura arbórea y herbáceo-arbustiva) ofrecerá una visión más clara de como el grado de selectividad del hábitat de caza puede incidir en la utilización global de este eje ambiental y en la segregación interespecífica (vease la figura 45). Mencionaremos en primer lugar que el grado de exclusividad en la selección de las distintas facies arbóreas y herbáceas determina en gran medida cuál será el o los medios elegidos al combinar las susodichas categorías (tabla 23). Nótese que cuanto más intransigente en la utilización del hábitat, definido en función de cada uno de los parámetros con que hemos caracterizado su estructura, se muestra una especie, menor será el número de las categorías, que combinen ambos parámetros, que dicha especie seleccione.

La efectividad de la tendencia a una utilización selectiva del recurso ecológico que ahora estamos considerando en la segregación de los integrantes de la comunidad dependerá estrechamente de la estructura de la vegetación. Es obvio que la medida del grado de selectividad de una determinada facies no es indicativa de la frecuencia con que es utilizada. En este sentido, algunas especies se ven impelidas a cazar en áreas subóptimas o decididamente adversas, cuando las más idóneas para su estructura anatómica y formas de obtención del alimento ocupan extensiones relativamente pequeñas.

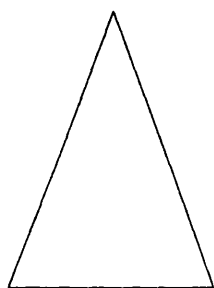
Figura 45: Porcentajes de utilización de las categorías de "hábitat de caza" definidas por las falconiformes de la comunidad. La longitud de las susodichas categorías en la figura se ha establecido de acuerdo a la extensión relativa de cada una de ellas en el área de estudio (véase el texto); este procedimiento de representación gráfica determina que el ángulo del vértice superior de los triángulos dibujados constituya una expresión del grado de selectividad de los medios considerados; cuanto más agudo sea dicho ángulo más acentuada será la selección por la rapaz en cuestión. Consulte la simbología que denota a las diferentes categorías en la tabla 22.

(Véanse las dos páginas siguientes)

186

100

*Falco naumanni*



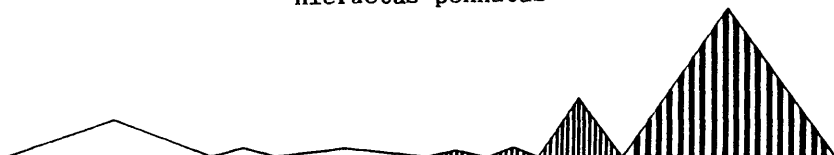
40

*Falco tinnunculus*



60

*Hieraetus pennatus*



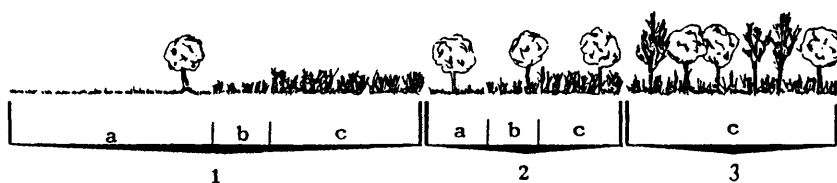
40

*Aquila heliaca*

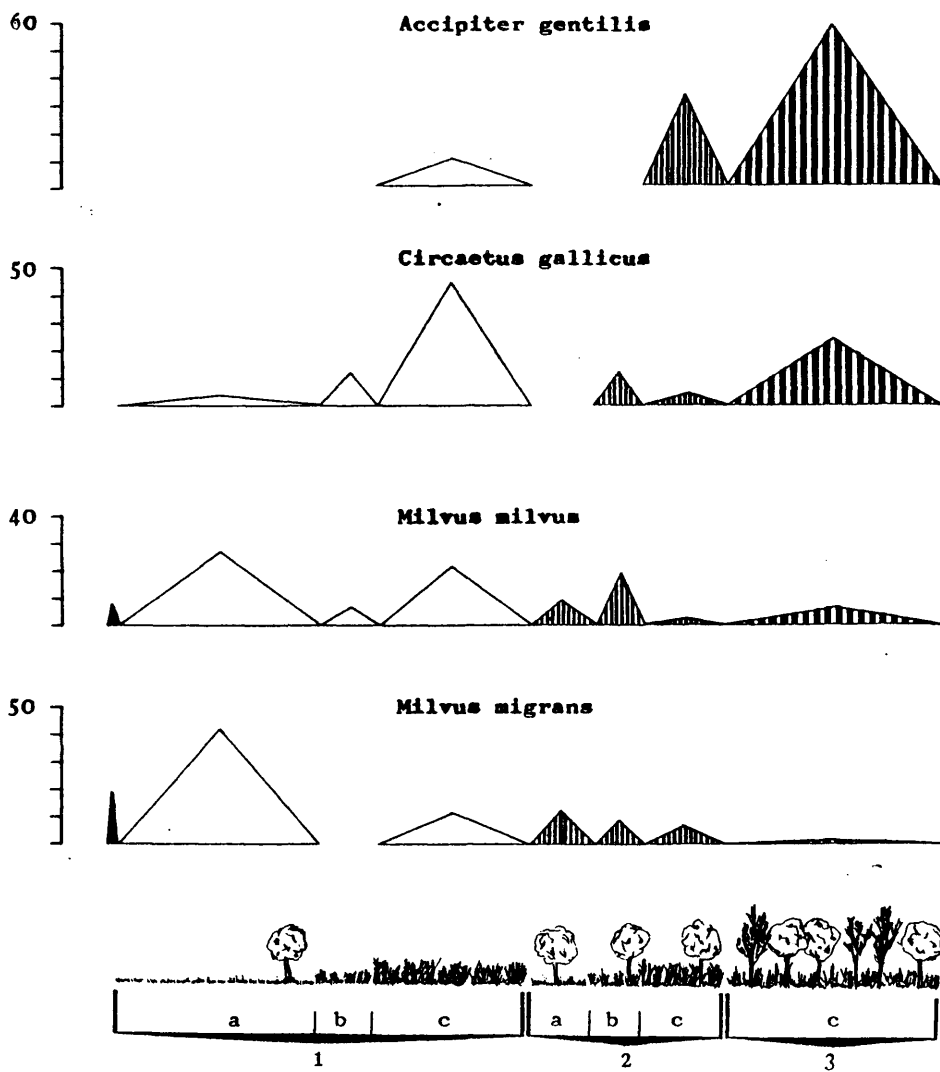


40

*Buteo buteo*



186 1/2



Un primer grupo de especies, integrado por Accipiter gentilis, Hieraetus pennatus y Buteo buteo, aparece notablemente aislado del resto de los miembros de la comunidad (figura 47). En la tabla 23 y en la figura 45 se puede notar que dichas especies seleccionan preferentemente la facies 2c. Podríamos definirlas entonces como cazadoras de medios boscosos o semiboscosos con un estrato herbáceo-arbustivo denso. Milvus milvus y Falco tinnunculus, muy afines entre sí por lo que respecta a la utilización que hacen del hábitat en sus actividades cazadoras, son las únicas que eligen la facies 2b con preferencia a las demás. Igualmente Milvus migrans y Falco naumanni, que optan prioritariamente por la facies 1a, constituyen un grupo en un elevado nivel de superposición de nicho. Aquila heliaca y Circus gallicus son dos especies exclusivistas en la selección del hábitat, es decir, muestran una clara preferencia por un tipo determinado, preferencia en la que influye fundamentalmente la configuración del estrato herbáceo. Su posición en la red de conexiones interespecíficas es por ello relativamente alejada de competidores directos. Mencionaremos por último que los basureros, carreteras y alrededores de pueblos y ciudades constituyen un medio que es seleccionado por ambos milanos con mayor intensidad, como área de alimentación, que cualquiera de las facies de vegetación consideradas. Además son prácticamente las únicas especies que explotan este recurso con regularidad.

De los resultados expuestos cabe presumir que el grado de adecuación de la estructura de la vegetación para una determinada especie tendrá una influencia crucial en la importancia relativa que ésta tendrá en la comunidad. En la figura 44 se ha representado dicha adecuación, cuantificada utilizando la fórmula antes expuesta (capítulo 3.3.) pero haciendo uso ahora de categorías combinadas de cobertura arbórea y herbácea, frente a la proporción con que dicha



especie participa en el metabolismo de la comunidad global (véase el capítulo 3.2.). La tendencia a la asociación directa de los valores de ambas variables es clara, aunque pueden distinguirse dos grupos de especies que siguen rectas de regresión con diferente pendiente. En nuestra opinión, el grupo integrado por Buteo buteo, Milvus migrans, Hieraetus pennatus, Falco tinnunculus y Falco naumanni define una regresión que podemos denominar primaria, en la que la posición relativa de una especie está básicamente determinada por los valores que para ella toman las dos variables consideradas. En la segunda línea de regresión, peor definida que la primera, están implicadas especies que por diferentes motivos tienen una representación en la comunidad, inferior a la que cabría esperar de acuerdo con la adecuación que para cada una de ellas tiene la conformación del hábitat en el área de estudio.

Las causas que operan sobre este hecho, en los casos de Aquila heliaca y Accipiter gentilis, no parecen inherentes al ecosistema en cuestión, sino que deben incidir sobre ambas especies en gran parte de su área de distribución y tienen un origen antiguo. Debe tenerse en mente que en la elección de una determinada zona por una especie animal no influyen sólo las características intrínsecas de la primera, sino además el nivel poblacional de la segunda, que determina el grado de utilización de zonas marginales o subóptimas (Wiens, 1976). En concreto, cuando una población posee unos efectivos globales bajos en toda o gran parte de su área de distribución a causa de una persecución intensa de sus miembros durante un largo intervalo de tiempo, tenderá a acantonarse en los hábitats más favorables, quedando vacíos o poco poblados otros menos adecuados, pero con capacidad de admitir efectivos mayores. Esta argumentación es aplicable fundamentalmente a las dos últimas especies a las que hemos hecho referencia. En el caso de Milvus milvus y Circaetus ga

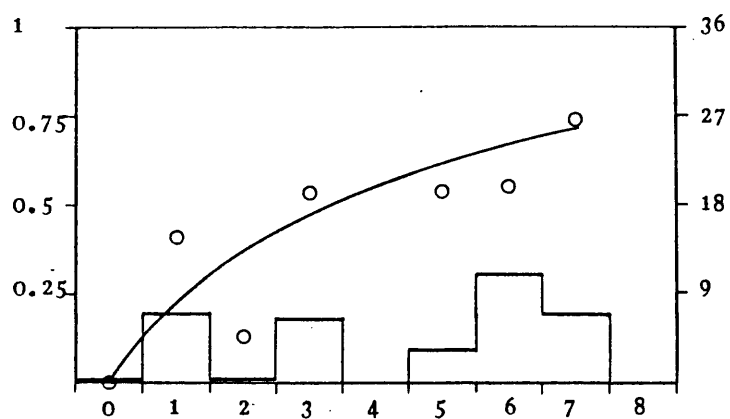


Figura 46: Idem figura 38 con respecto a la subdimensión "hábitat de caza".

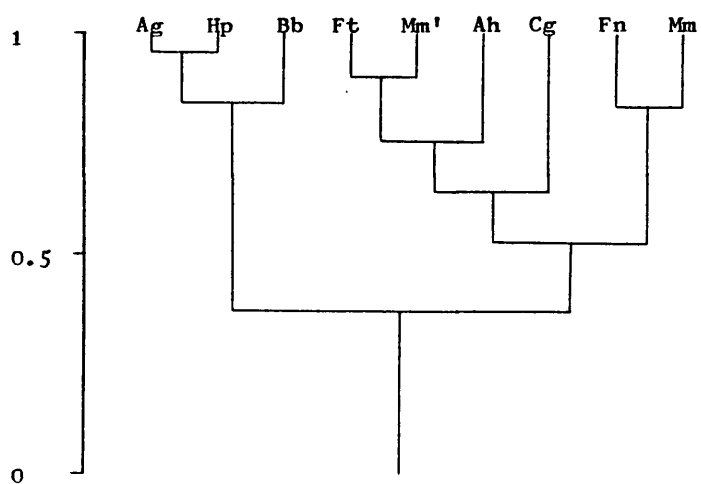


Figura 47: Dendrograma correspondiente a la matriz de superposición en la subdimensión "hábitat de caza".

llicus, las causas básicas de su escasez, siempre de acuerdo a la línea de regresión primaria establecida, se identifican con mecanismos internos de la comunidad en estudio, a los que nos referiremos más adelante.

A pesar de la importancia que la selectividad específica del hábitat de caza tiene en la estructuración comunitaria, de todos los recursos ecológicos que vamos a considerar éste es el que la comunidad utiliza de forma más diversa. De todos los posibles pares de especies, una gran mayoría comparte un número de categorías medio o alto; no obstante, la elevación de la superposición tiende a ser más lenta conforme dicho número se incrementa (figura 46). Esto significa que aún siendo la amplitud media de los nichos específicos relativamente alta (tabla 20), la superposición de los mismos tiende a ser minimizada mediante una utilización preferente de determinadas categorías por los diferentes miembros de la comunidad. Esta estrategia hace posible que el valor medio de superposición en este eje ambiental no sea demasiado alto (vease la tabla 20). En definitiva, la subdimensión "hábitat de caza" contribuye en buena medida a la segregación ecológica de los predadores que nos ocupan.

### 6.3. TECNICA DE CAZA

La cuantificación de los métodos que una especie animal sigue para buscar y capturar sus presas no es un objetivo fácil y al intentarlo se corre el riesgo de caer en un subjetivismo nada deseable, que además puede tender a ofrecer una imagen desvirtuada o excesivamente simplificada de lo que es un fenómeno complejo. No obstante, y como nuestro propósito no ha sido definir de forma precisa los comportamientos de caza de los miembros de la comunidad, sino desvelar posibles diferencias entre ellos, hemos intentado una

cuantificación que, dada la metodología empleada, sólo debe contemplarse en este contexto. Por ejemplo, los tiempos relativos de prospección en vuelo y desde un posadero acaso estén bastante alejados de los reales, pero el posible error cometido será presumiblemente similar en cada una de las especies consideradas, lo que hará lícita la comparación entre ellas.

En cada observación de un individuo en potencial actitud de búsqueda de presa se anotó la altura aproximada de vuelo, caso de que utilizara esta técnica, y si volaba planeando o batiendo alas con mayor o menor frecuencia. No más de los 15 segundos transcurridos después de iniciada la observación fueron considerados para establecer el tipo de técnica. La consideración simultánea de los dos parámetros descritos proporcionó nueve categorías (incluido el acecho desde posadero), cuyas frecuencias de utilización (calculadas sobre el total de observaciones de caza realizadas) por cada especie han constituido la base para la cuantificación subsiguiente (tabla 24).

El análisis del patrón de afinidades o de superposición en este eje ambiental será más claro a la luz de una serie de características anatómicas directamente relacionadas con el hábitat y modo de caza (vease Brown, 1976). Por ello y basándonos en los datos biométricos proporcionados por Cramp *et al.* (1979) y Noval (1975), hemos calculado algunos parámetros corporales sencillos, como son las relaciones ala/cola, ala/tarso y envergadura x cola/peso. El primero constituye un estimador de la maniobrabilidad del ave; cuanto más baja es esta relación, es decir, cuanto más larga es la cola con respecto a las alas, mayor será la capacidad del predador para moverse en espacios con vegetación arbórea densa o para maniobrar en espacios abiertos a poca velocidad (Brown, 1976); las adaptaciones anatómicas finas a ambas técnicas de caza no son por el momen-

TABLA 24

Frecuencias de utilización de las diferentes categorías establecidas en la dimensión técnica de caza, expresadas como porcentaje. Siglas de las especies como en la tabla 1.

		Mm	Mm'	Cg	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn
1	b	34.2	14.1	0	0	5.0	0	0	19.9	57.1
	p	4.2	5.6	0	0	0	0	0	0	0
2	b	9.4	19.7	15.9	0	10.6	0	3.4	17.7	0
	p	32.9	22.2	7.9	0	3.5	0	1.5	13.2	0
3	b	0	8.2	0	13.7	6.6	11.7	3.4	22.1	0
	p	15.3	24.8	29.9	27.4	39.7	35.2	51.3	6.6	0
4	b	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	p	0	4.4	29.9	13.7	14.2	46.9	34.8	2.2	0
Acecho		3.7	0.6	16.0	45.0	19.5	6.0	5.3	17.9	42.8
n		79	145	25	20	179	33	113	89	35

Altura de vuelo: 1. 8 metros; 2. 8 a 15 metros; 3. 15 a 40 metros  
4. 40 metros.

b: Vuelo batido; p: Vuelo en planeo.

to bien conocidas (Brown, op. cit.).

La relación ala/tarso puede ser considerada como un estimador del grado de adaptación del ave a los estratos de vegetación inferiores. A mayor longitud relativa del tarso, mayor tendencia de la rapaz en cuestión a obtener sus presas en una vegetación espesa (Brown, op. cit.). El alargamiento del tarso parece estar asimismo relacionado con una especialización ornitófaga.

Por último hemos tomado el parámetro envergadura cola/peso como un indicador de la capacidad de sustentación y por ello de la facilidad para volar a alturas reducidas con un gasto prudencial de energía. A mayor valor del parámetro, más acusados serán estos atributos. En este sentido, la figura 48 trata de plasmar la frecuencia de utilización del vuelo batido por las falconiformes de la comunidad en los distintos estratos altitudinales definidos (se han excluido los cernícalos y el Azor por ser especies que se apartan bastante de las restantes por lo que respecta a su forma de buscar a la presa). Es claro el hecho de que dicha frecuencia aumenta rápidamente conforme desciende la altura a la que vuela el individuo. Además, el grado a que este aumento tiene lugar parece muy asociado al parámetro de sustentación definido, de forma que cuanto menor es el valor que toma en una especie, menor será su capacidad de planeo por debajo de una altura determinada. La sustentación es entonces definitoria del estrato de altitud límite que puede utilizar de forma económica un determinado predador. El Milano Real es, de entre las rapaces que utilizan el planeo como técnica habitual de búsqueda de la presa, la única que muestra una elevación regular (no exponencial) de la frecuencia de vuelo batido conforme reduce la altura a la que vuela (figura 48). Esta especie, junto con el Milano Negro, se aparta un poco de las restantes en cuanto a la elevada sustentación que posee en relación a su

194

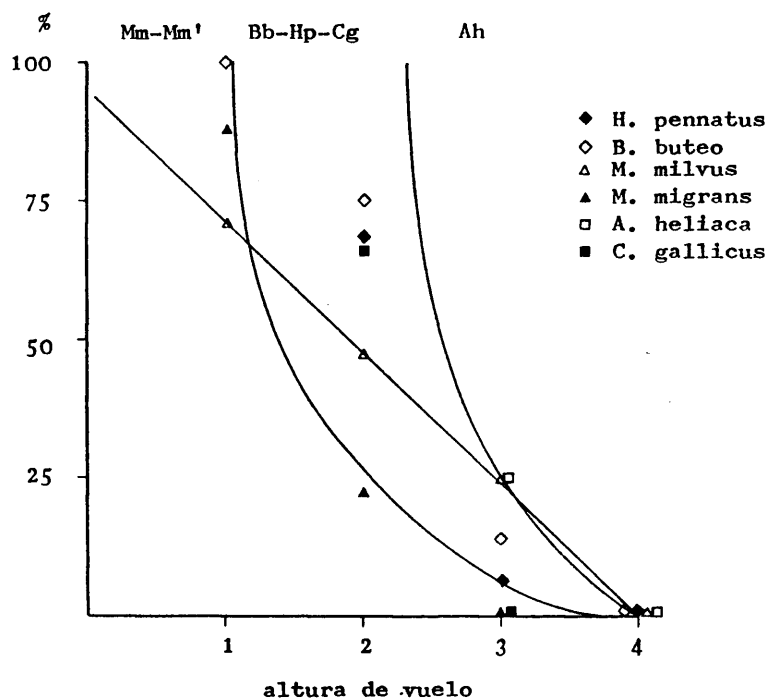


Figura 48: Frecuencia de utilización de vuelo batido en los diferentes estratos altitudinales definidos (véase la tabla 24) en seis especies de la comunidad. Excepto en Milvus milvus, se nota una tendencia a la elevación exponencial de la primera variable conforme descende el valor de la segunda. La velocidad a que esta elevación tiene lugar delimita el nivel inferior de altura de vuelo que una especie dada utiliza y separa a "grosso modo" tres grupos de especies.

peso (figura 49), lo cual parece consecuencia del especial diseño y elevada longitud de su cola. Nótese, examinando conjuntamente las figuras 48 y 49 que la reducción de la capacidad de planeo conforme decrece la altura de vuelo va paralela a la disminución de la relación sustentación/peso.

En el dendrograma de la figura 50, que refleja las afinidades entre las falconiformes de la comunidad en los métodos de búsqueda de la presa, se puede distinguir la existencia de dos grupos muy poco relacionados entre sí. Dichos grupos, integrado uno por Aquila heliaca, Hieraetus pennatus, Circaetus gallicus, Buteo buteo y Accipiter gentilis y el otro por Milvus milvus, Milvus migrans, Falco tinnunculus y Falco naumanni, están bien segregados anatómicamente sobre todo por los parámetros ala/tarso y sustentación, como se comprueba al representar los valores de cada una de las especies mencionadas sobre el plano que dichos parámetros determinan (figura 51). Las especies que componen el primer grupo constituyen un conjunto caracterizado por valores reducidos de ambos parámetros, es decir, son predadores poco dotados para explorar desde baja altura y poseedores de tarsos relativamente largos que les capacitan para cazar en facies de cobertura herbácea densa. El segundo grupo lo integran los dos milanos y los dos cernícalos, agrupación laxa de especies con tarsos comparativamente cortos y mayor facilidad para volar a poca altura sin excesivo gasto energético. Las cuatro son cazadoras de medios con cobertura herbácea muy poco densa y con cobertura arbórea baja o media; las diferencias que se notan entre ellas en lo que respecta a los valores de los parámetros hasta ahora considerados deben contribuir a su distribución fina dentro de estas facies.

La proyección de los miembros de la comunidad sobre el plano definido por los parámetros ala/cola y ala/tarso separa claramen-



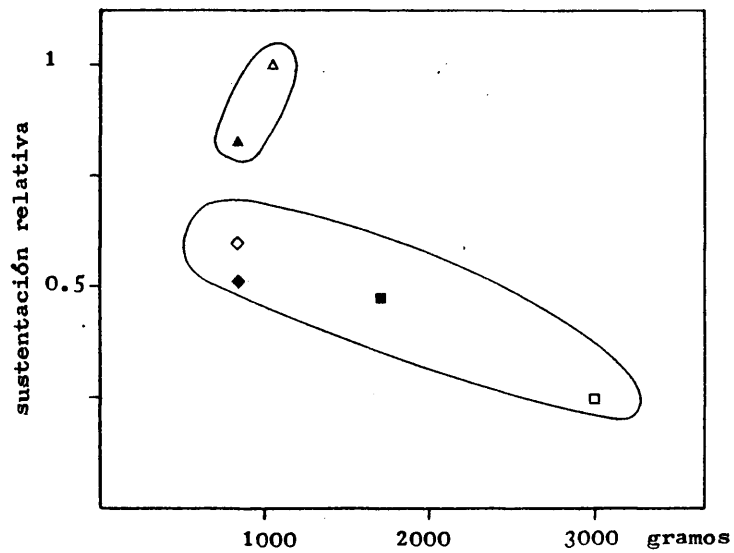


Figura 49: Relación entre el peso y la sustentación en seis especies de la comunidad. Símbolos como en la figura 48.

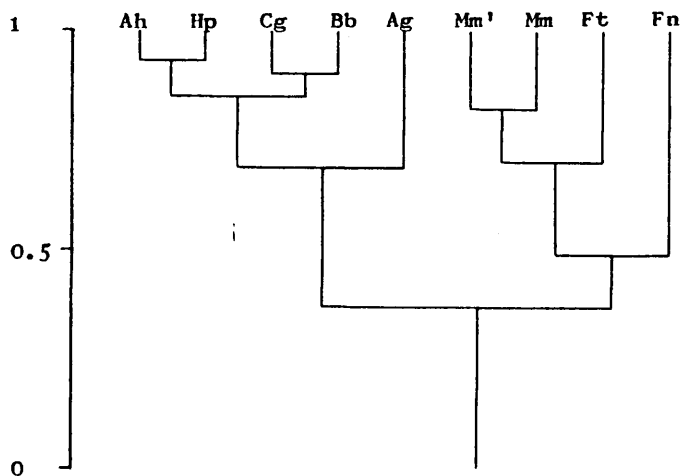


Figura 50: Dendrograma correspondiente a la matriz de superposición en la dimensión "técnica de caza".

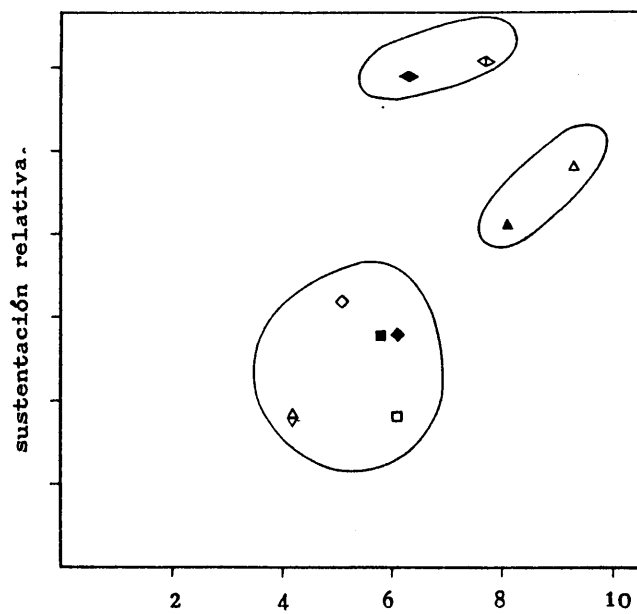


Figura 51: Relación entre los parámetros sustentación y ala/tarso.  
 ◆ Falco tinnunculus, ◇ Falco naumanni, ◇ Accipiter gentilis.

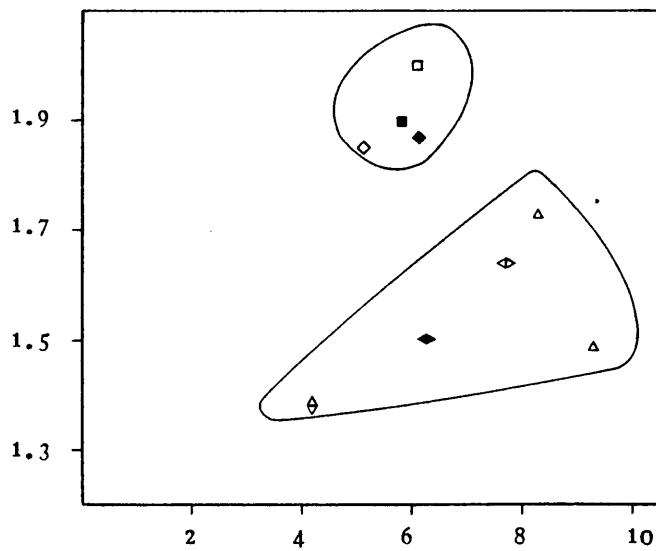


Figura 52: Relación entre los parámetros ala/tarso (abscisas) y ala/cola (ordenadas).

te al Azor del grupo de especies en el que aparece integrado en un nivel intermedio de afinidad en lo que a técnica de caza se refiere (figura 52). Estas mismas características le sitúan lejos anatómicamente de milanos y cernícalos y le configuran como un cazador de medios forestales. Las otras cuatro especies del grupo, con un alto grado de similitud en sus respectivos modos de caza, no aparecen tampoco bien segregados por la combinación de los dos parámetros ahora considerados. Podríamos definir a este grupo de especies como predadores de alas largas y cola corta, con tarsos de longitud intermedia y que cazan fundamentalmente planeando a una altura media o alta en medios con cobertura arbórea muy variable y, como antes señalábamos, con cobertura herbácea tendiendo a alta. Dentro de este grupo se pueden distinguir dos subgrupos, uno formado por Aquila heliaca y Hieraetus pennatus, que utiliza el vuelo como técnica básica para la localización y captura de la presa, y otro, integrado por Circaetus gallicus y Buteo buteo, que acecha con frecuencia desde un posadero.

El patrón de utilización por la comunidad del eje del nicho que constituye la técnica de caza es muy parecido al que describíamos al referirnos al hábitat de caza. La superposición ecológica se eleva, aunque de forma cada vez más lenta, conforme se hace mayor el número de categorías compartidas por los integrantes de la comunidad (figura 53). Como decíamos antes, este hecho parece indicar que la superposición tiende a ser minimizada con una utilización preferente de determinadas categorías por cada una de las especies en cuestión. Las estrechas relaciones que parecen existir entre la estructura del hábitat y las técnicas utilizadas en la consecución del alimento, que se discutirán más adelante, deben ser causa fundamental de la similitud observada entre los comportamientos de la comunidad en ambas dimensiones del nicho.

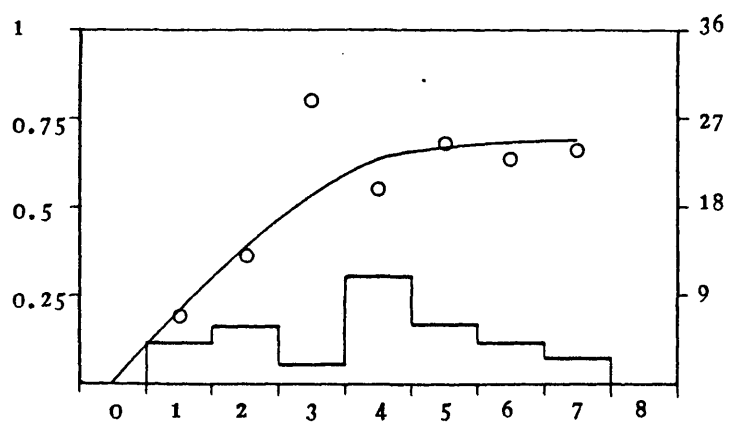


Figura 53: Idem figura 38 con respecto a la dimensión "técnica de caza"

#### 6.4. ALIMENTO

A fin de que en la información obtenida en esta dimensión quedase minimizada la procedente de las demás, hemos creído oportuno considerar el grado de dependencia energética de las diferentes categorías establecidas, en lugar del grado de predación sobre las mismas. A nuestro juicio, sobre este último parámetro influye acusadamente la posición de una especie en otros gradientes ambientales. Por ejemplo, la elevada frecuencia de captura de insectos por el Milano Real es una consecuencia inmediata de su capacidad para explorar detenidamente el suelo volando lentamente y a muy poca altura sobre éste; sin embargo, este grupo de presas aporta una porción reducidísima de la biomasa total ingerida. Por consiguiente, considerando la biomasa de un determinado tipo-presa en la dieta en lugar de su número, se valora mejor el reparto energético de las fuentes alimenticias explotables entre los miembros de la comunidad e implícitamente se minimiza la filtración de información desde otras dimensiones del nicho.

La cuantificación se ha realizado en base a cinco taxones y una categoría que incluía la carroña; cada uno de estos grupos ha sido fragmentado en varias categorías ponderales (véase el capítulo 4). La gama completa de recursos alimenticios utilizados por la comunidad ha resultado de esta forma compartimentada en 22 categorías, número más alto que el de otras dimensiones consideradas. No hemos podido obtener datos de alimentación de Circaetus gallicus, ya que la búsqueda de los nidos de las escasas parejas que nidifican en la zona ha resultado infructuosa.

Resulta destacable el reducido valor medio del nicho específico frente al de las otras dimensiones y subdimensiones (tabla 20), lo que evidencia una general mayor especialización de los miembros de la comunidad en el uso de este recurso. Esto es lógico si tenemos

en cuenta que el tamaño del predador impone insalvables limitaciones sobre la porción del gradiente alimentario (básicamente en función del parámetro peso-presa) a que éste puede acceder. Esta circunstancia está en cambio muy atenuada en cualquiera de las restantes dimensiones o subdimensiones consideradas.

La mayor parte de todos los posibles pares de especies comparten un número de categorías alimentarias medio o bajo. Además, el valor de la superposición en el uso de este recurso se eleva de forma muy lenta conforme dicho número se hace más alto (figura 55), lo que indica que también en esta dimensión las especies tienden a segregarse en aquella parte del eje ambiental considerado que resulta compartida por las mismas, merced a la elección diferencial de las categorías-presa. Como consecuencia de esto, la superposición trófica media es relativamente baja y la diversidad de utilización del recurso en cuestión por la comunidad, notablemente alta (tabla 20).

El dendrograma de la figura 54 muestra un grupo de dos especies, Falco tinnunculus y Falco naumanni, con una elevada superposición de sus nichos tróficos y muy separadas, desde un punto de vista alimentario, del resto de las que componen la comunidad. Ambas especies están caracterizadas por su elevada dependencia energética de los invertebrados. Las demás especies constituyen dos grupos conectados entre sí en un nivel medio de superposición. Uno de estos grupos lo integran dos especies, Hieraetus pennatus, y Buteo buteo, que dependen en gran medida de pequeños y medianos lagomorfos, y que complementan su dieta con aves medianas y grandes lagartos. El otro grupo es relativamente laxo y con tendencias alimentarias variadas. Sólo los dos milanos muestran una afinidad relativamente elevada, que traduce la dependencia que de la carroña, por un lado, y de los mamíferos y aves de tamaño mediano y gran

202

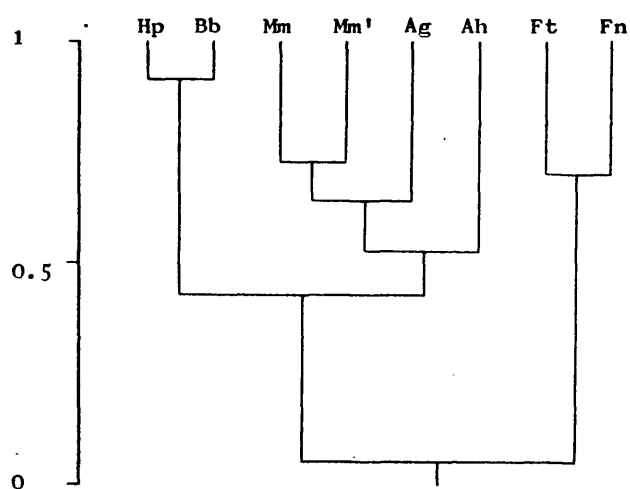


Figura 54: Dendrograma correspondiente a la matriz de superposición en la dimensión "alimento".

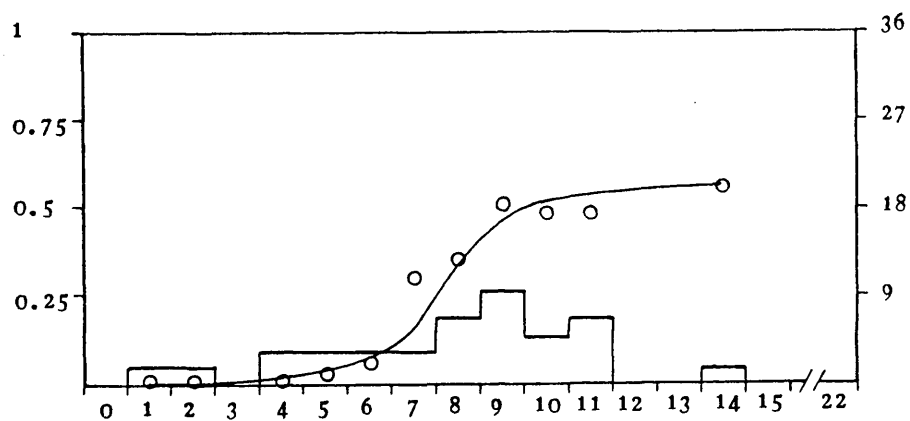


Figura 55: Idem figura 38 con respecto a la dimensión "alimento".

de, por otro, exhiben ambos. Ya vimos anteriormente que gran parte de la biomasa que les aportan estos grupos es obtenida de animales muertos o disminuidos, lo que acentuaría su grado de aislamiento en la comunidad. Accipiter gentilis y Aquila heliaca son las dos especies más exclusivistas en esta dimensión del nicho; la primera explota fundamentalmente las aves medianas y grandes, en tanto la segunda depende básicamente de los lagomorfos, especialmente de los de mayor tamaño.

La posición hipotética de Circaetus gallicus en la comunidad, considerando que en toda su área de distribución se comporta como un especialista en la captura de ofidios y grandes lacértidos (Amores, 1978; Cramp y Simmons, 1979; Amores y Franco, 1981), puede ser al menos aproximada. Teniendo en cuenta que nuestro ecosistema es pobre en ofidios, es posible que una buena porción de la biomasa ingerida por esta rapaz esté formada por lagartos ocelados (Lacera lepida), muy abundantes en cambio. Si esto es así, el Aguila Culebrera ocuparía una posición más cercana a Buteo buteo y a Milvus migrans que a cualquiera de los otros miembros de la comunidad. De cualquier forma, este reptil es capturado en mayor o menor grado por casi todas las especies de la comunidad, lo que presumiblemente implicaría para un especialista en esta especie-presa un severo efecto de una competición difusa (Pianka, 1974) sobre sus efectivos poblacionales, que explicaría su reducida densidad en la zona.

Destacaremos asimismo el hecho de que los tres únicos grupos de especies que superan el nivel de superposición 0.7 - que arbitrariamente podemos considerar alto - están integrados cada uno por un par de especies, una de las cuales en cada par abandona la zona durante el invierno, lo que determina que la comunidad de otoño-invierno esté constituida por elementos con una reducida super-



posición de sus nichos tróficos. Así pues, el aumento del número de especies en la comunidad de primavera-verano, que va asociado a una mayor compartición de los recursos alimenticios, se produce al amparo de un notable incremento de su disponibilidad y no implica necesariamente una elevación de la competencia interespecífica (Colwell y Futuyma, 1971; Pianka, 1974).

Las diferencias evidenciadas entre la comunidad primaveral e invernal se ajustan a lo predicho por MacArthur (1970) en el sentido de que un más apretado empaquetamiento de especies deriva de una mayor producción de recursos. El hecho de que las especies suprimida de la comunidad durante el periodo menos favorable del año pertenezcan en todos los casos a un par con un alto valor de superposición trófica sugiere que la competencia directa, más que la competición difusa (Pianka, 1974), ejerce un severo efecto a corto plazo sobre la comunidad. No obstante esta última ha debido influir decisivamente en su conformación a lo largo de la evolución.

#### 6.5. RELACIONES ENTRE LAS DIMENSIONES DEL NICHOS

La obtención de una matriz multidimensional que refleje las relaciones interespecíficas en el uso de los recursos ecológicos globales o, lo que es lo mismo, que exprese la superposición de los nichos multidimensionales es una tarea compleja. Lo ideal sería la estimación simultánea de la utilización de todos los recursos a lo largo de cada dimensión considerada, lo cual no es viable en la práctica (Pianka, 1974; May, 1975). No obstante, una aproximación lícita puede ser efectuada utilizando exclusivamente los datos obtenidos en cada componente unidimensional del nicho. Cuando estos componentes son independientes (relación ortogonal) parece ser que la mejor estimación de la utilización multidimensional surge del

producto de las diferentes utilizaciones unidimensionales, en tanto cuando son totalmente dependientes, la mejor estima proviene de la media aritmética (Cody, 1974; Pianka, 1974; May, 1975). Sin embargo, en la práctica, rara vez las dimensiones del nicho son completamente dependientes o completamente independientes. Por consiguiente, el cálculo aditivo de la superposición del nicho multidimensional generalmente sobreestima el valor verdadero, en tanto el cálculo multiplicativo lo subestima (Pianka, 1974; May, 1975).

Hemos intentado entonces establecer que tipo de relación liga a las dimensiones que nosotros hemos considerado como recursos ambientales estructurables por la comunidad de rapaces estudiada o a qué modelo teórico se aproxima más. Al considerar las dos subdivisiones en que hemos dividido a la dimensión "hábitat", la obtención de una matriz única que formalice la utilización global del espacio por la comunidad, hay que considerar una complicación adicional: la acusada estructura en mosaico (patchiness) que presenta la vegetación en el área de estudio determina que la selección del hábitat de nidificación constituya un eficaz medio de segregación ecológica. Sin embargo, el grado en que esta subdivisión actúa como elemento aislante de dos especies determinadas dependerá estrechamente de la extensión del territorio de los individuos o parejas pertenecientes a ambas; la probabilidad de que un territorio no sea compartido por dos especies será mayor conforme disminuya su superficie. En la figura 56 hemos representado el número medio de nidos de otras especies incluido en la superficie promedial del territorio de cada una de las que forman la comunidad. Los resultados sugieren que dicho número se eleva conforme lo hace la extensión del territorio, pero en menor grado que el esperado si se asume para este cálculo una circularidad del territorio (es decir, el número de nidos se multiplicaría por

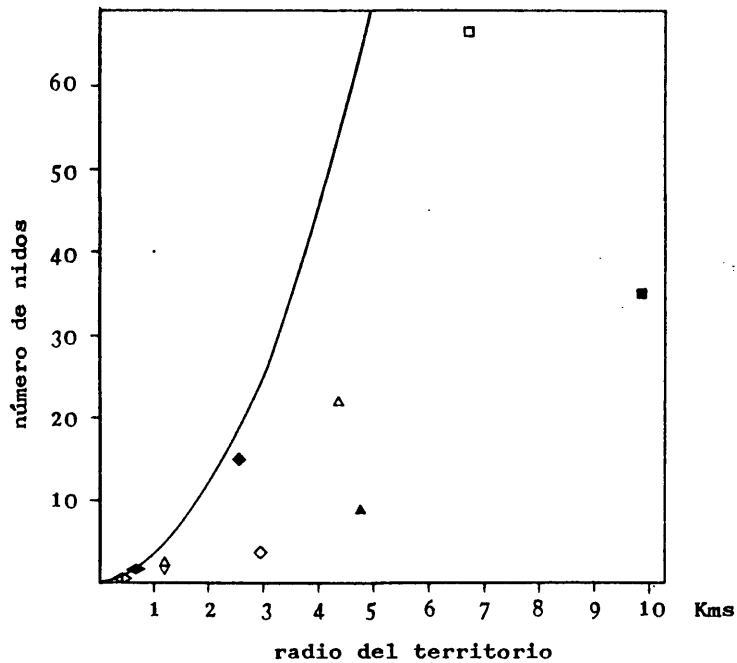


Figura 56: Número promedual de nidos incluido en la extensión media del territorio de cada una de las falconiformes de la comunidad, en función del valor medio del radio de sus territorios respectivos. La línea dibujada representa una relación teórica asumiendo una circularidad de los territorios y una saturación de individuos de todas las especies en la comunidad. Véase el texto.

$\pi r^2$  conforme aumenta el radio  $r$  del territorio). Esto evidencia, por un lado, una no saturación de las diferentes poblaciones que componen la comunidad y, por otro, pone de manifiesto que el grado de aislamiento impuesto por la selectividad del medio de nidificación disminuye rápidamente conforme se eleva la extensión del área de influencia del predador, de manera que cuanto mayor es el valor de su superficie para dos especies dadas, menor será el efecto de dicha selectividad sobre la segregación de ambas en el uso del espacio. Inversamente, a medida que los territorios de dos especies cualesquiera tienen una extensión menor, mayor será el papel potencial de ambas subdimensiones del hábitat en su separación ecológica. En el caso de dos especies que prospectan extensos territorios, la subdimensión "hábitat de caza" será la única operativa. Este hecho determina que ambas subdimensiones espaciales sean tanto menos dependientes, es decir, estén más próximas a una relación multiplicativa, cuanto menor superficie tengan los territorios de las especies implicadas.

A fin de tener en cuenta los hechos expuestos, la conexión entre las dos subdimensiones del nicho espacial se ha llevado a cabo mediante la aplicación de la fórmula:

$$O_{ijs} = \frac{O_{ijk} \cdot r + O_{ijk} \cdot O_{ijl} (C-r)}{C}$$

en la que  $O_{ijk}$  es la superposición entre las especies  $i$  y  $j$  según la dimensión  $k$  (hábitat de caza),  $O_{ijl}$  es la superposición en la dimensión  $l$  (hábitat de nidificación) y  $r$  es el rango del valor del par  $ij$  en la matriz constituida por la media aritmética de los valores de superficie de los territorios de las susodichas especies.  $C$  es el número de componentes de esta matriz más 1.

La aplicación de esta formulación determina que el valor de la

superposición entre dos especies por el uso de la dimensión espacial (Oijs) esté más próximo al correspondiente a la subdimensión "hábitat de caza" cuanto mayor es la media de los valores de superficie de sus respectivos territorios. Es decir, los valores de la matriz "hábitat de nidificación" influyen tanto menos en Oijs cuanto mayor es dicha media.

La matriz resultante de conectar las dos subdimensiones espaciales queda gráficamente expresada en el dendrograma de la figura 57. Puede distinguirse en él un grupo laxo de especies, en el que se integran Buteo buteo, Hieraetus pennatus, Circaetus gallicus, Accipiter gentilis y Aquila heliaca, que no obstante podrían ser caracterizadas por utilizar un medio de nidificación con una densidad media y alta de arbolado y por elegir como áreas de caza superficies más o menos forestales con elevada densidad del estrato herbáceo. Un segundo grupo está formado por los dos milanos, rapaces con tendencia a nidificar en formaciones arbóreas no excesivamente densas (replantaciones, sotos, etc.), cercanas a lugares abiertos, y a cazar en áreas con cobertura herbácea media o baja y reducida densidad de arbolado. Se puede considerar a estas dos especies, desde un punto de vista ecológico, como intermedias entre aquellas con una mayor dependencia, en todas sus actividades, de las áreas poco degradadas y las que eligen preferentemente las superficies muy deforestadas, tanto para nidificar como para cazar (cernícalos).

El dendrograma de la figura 57 refleja en cierta medida y de izquierda a derecha una sucesión de especies, desde las más forestales a las más características de espacios abiertos y en cierta medida más representativas de comunidades de las áreas cerealistas que circundan la cordillera. Nótese el hecho curioso de que Hieraetus pennatus, pese a ser una especie muy característica de

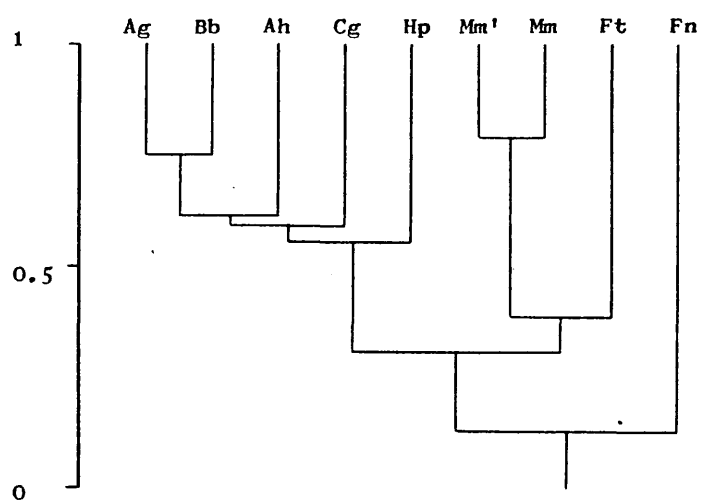


Figura 57: Dendrograma correspondiente a la matriz espacial global, resultante de conectar las matrices de superposición en las subdimensiones "hábitat de nidificación" y "hábitat de caza".

biotopos boscosos, ocupa una posición extrema en el grupo de especies que podríamos denominar forestales, contigua a la de los milanos, especies típicas del ecotono pradería-bosque. Es indudable que la versatilidad de esta pequeña águila en la elección del medio de nidificación - desde cerrados bosques de pino silvestre, hasta los rodales de pinos jóvenes, pasando por repoblaciones de variada fisonomía, sotos fluviales e incluso sabinares - determina esta posición dentro de la comunidad. De cualquier forma, su óptimo parece ser el medio forestal, siempre que existan zonas aclaradas donde pueda desarrollar sus técnicas de búsqueda y persecución de la presa; recordemos en este sentido que los territorios de menor extensión han sido registrados en parejas que estaban instaladas en áreas con esta fisonomía (véase el capítulo 3.3).

El patrón de afinidades entre especies en la dimensión espacial del nicho tiene una gran similitud con el que caracteriza a la dimensión "técnica de caza" (véanse los dendrogramas de las figuras 50 y 57). La significación de la correlación entre los valores de las matrices correspondientes a ambas dimensiones ( $r = 0.628$ ,  $P < 0.01$ ,  $n = 36$ ) confirma estadísticamente esta apariencia inicial y sugiere una estrecha dependencia entre ellas. Algunas relaciones entre la estructura de la vegetación y los parámetros que nos han servido para definir la técnica de caza ayudarán a comprender los mecanismos implicados en este hecho.

Cuanto más densa es la cobertura arbórea seleccionada por una especie como medio de caza, mayor es el valor promedial del intervalo de alturas desde las que busca a su presa (figura 58). No obstante, por encima de un cierto valor del primero de ambos parámetros, el segundo se estabiliza. Esto sugiere que existe un umbral en el gradiente de aclaramiento de la cobertura arbórea a partir

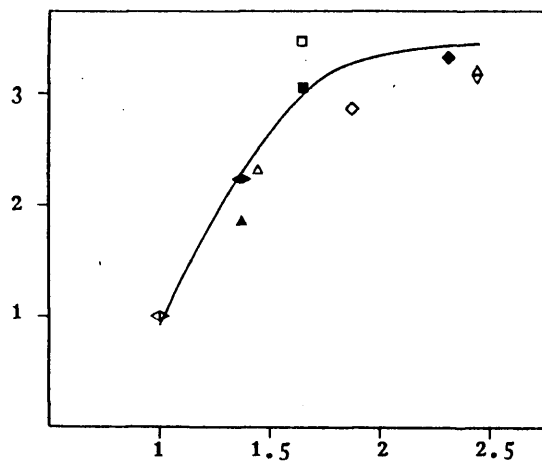


Figura 58: Relación entre la altura media de vuelo (ordenadas) y el grado de cobertura arbórea (abscisas).

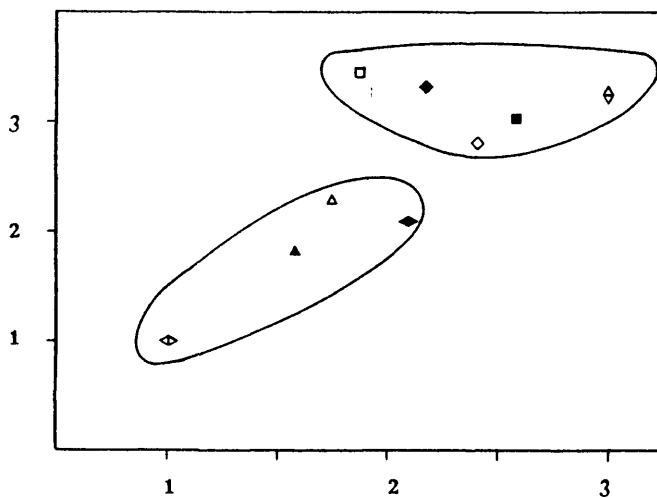


Figura 59: Relación entre la altura media de vuelo (ordenadas) y la cobertura del estrato herbáceo-arbustivo (abscisas).



del cual es posible una progresiva disminución de la altura media de vuelo. Parece lógico que cuando la densidad del arbolado alcanza un cierto valor, el vuelo a pocos metros de altura por debajo del nivel de las copas estaría muy dificultado (entendemos el vuelo como una pauta sostenida y no como el desplazamiento corto entre dos posaderos). Por consiguiente, la altura de vuelo debe superar la de los árboles, pero una vez en este punto tiende a mantenerse estable.

Si consideramos la cobertura herbácea en lugar de la arbórea, la relación no es tan clara. La representación en función de ambos parámetros de las especies de la comunidad separa dos grupos (figura 59); el primero, formado por aquellas que cazan desde un nivel alto con tendencia a hacerlo en cobertura densa y el segundo, constituido por las que lo hacen desde una altura menor en zonas más ralas. Sin embargo, creemos que esta relación altura de vuelo-cobertura herbácea es consecuencia de la estrecha dependencia entre los dos parámetros que hemos tomado como definitorios de la estructura de la vegetación y que a su vez parece determinada por una cierta asociación de ambos en la naturaleza (véase más atrás). Es además reseñable el hecho de que cuanto más alta es la altura a la que por término medio vuela una especie, en actitud de búsqueda de la presa, menor es la frecuencia con la que utiliza el vuelo batido (figura 60), estrategia que debe tener intrincadas relaciones con el dispendio de energía, tamaño, abundancia y disponibilidad de las presas potenciales, problemática sobre la que volveremos a insistir.

Asimismo, la cobertura herbácea y, por la razón que acabamos de exponer, la arbórea están asociadas a la frecuencia de utilización del acecho como técnica de caza, aunque la relación no es lineal (figura 61). Las dos especies que más frecuentemente hacen

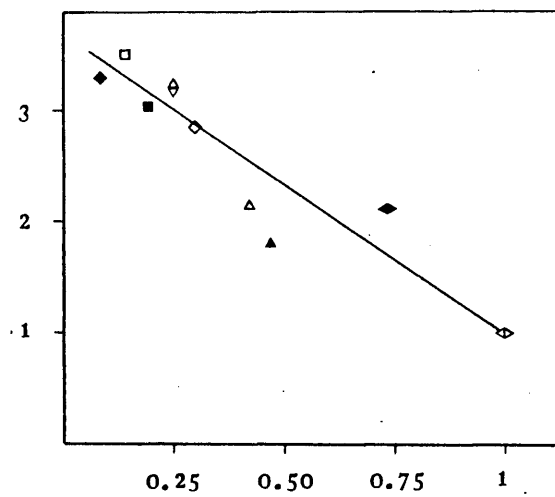


Figura 60: Relación entre la altura media de vuelo (ordenadas) y la frecuencia de utilización del vuelo batido (abscisas).

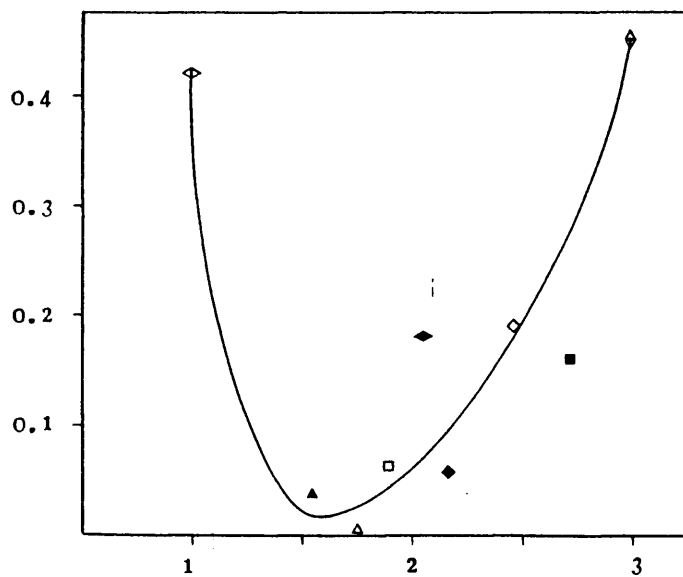


Figura 61: Relación entre el grado de cobertura herbáceo-arbustiva (abscisas) y la frecuencia de utilización del acecho como técnica de caza (ordenadas).

uso de este método de obtención del alimento son la que caza en los medios más densos y la que lo hace en los más ralos, respectivamente, Accipiter gentilis y Falco naumanni. En general parece que el aumento del grado de cobertura seleccionado determina una mayor importancia de esta forma de caza en el espectro del predador. Para una rapaz de medios cerrados es obvio que el vuelo en estratos altitudinales inferiores al del dosel arbóreo no constituye un modo eficaz de búsqueda, ya que conlleva un gran dispendio de energía y riesgo. Pero tampoco lo sería el vuelo a altura elevada, puesto que la visión de la posible presa se vería en ese caso muy dificultada.

La reducción de la cobertura herbácea y arbórea lleva asociada una cada vez más baja frecuencia de utilización del acecho. A nuestro juicio, esto se debe, por un lado, a la escasez de perchas conforme disminuye la densidad del arbolado y, por otro, a que la búsqueda activa de la presa puede ser entonces más rentable que el esperar a que ésta se sitúe en el radio de visión abarcado desde el posadero. Falco naumanni es la única especie que se aparta de la tendencia que acabamos de comentar y es la responsable de la curvilinealidad de la relación cobertura herbácea-frecuencia de acecho, a que antes aludíamos. En nuestra opinión, el origen de la elevada frecuencia de utilización del acecho en esta especie se debe a su necesidad de localizar presas muy pequeñas, lo que indudablemente resulta más fácil cuando el predador puede examinar detenidamente el suelo desde una percha. Nótese que el otro cernícalo se aparta también algo de la tendencia dibujada por los accipítridos de la comunidad. La pauta de cernido, perfectamente desarrollada en estas dos especies y sólo empleada por otras dos, Buteo buteo y Circus gallicus, que como hemos visto utilizan con cierta frecuencia el acecho, debe haber evolucionado en estrecha

asociación con esta necesidad de un detenido examen del suelo para la detección de presas pequeñas o difícilmente visibles por razones diversas.

Parece que el grado de cobertura arbórea y herbácea, en definitiva, la estructura de la vegetación, constituyen factores compromisorios que determinan las técnicas de caza de las falconiformes. No obstante, debe tenerse en cuenta que las conclusiones establecidas no son generalizables a las especies, una por una, de la comunidad. Puesto que dichas especies han servido como unidades en el análisis efectuado, lo anteriormente dicho tiene valor a nivel comunitario, es decir, las tendencias registradas habrán surgido en un contexto evolutivo en el que la selección natural habrá jugado un papel fundamental. Los mecanismos por los que cada uno de los miembros de la comunidad adaptan sus actividades cazadoras al gradiente de estructuración de la vegetación no tienen por qué seguir las mismas directrices que caracterizan al todo comunitario. La existencia de estrechas relaciones entre técnica de caza y estructura de la vegetación permite aventurar la hipótesis de que en el ajuste del nivel poblacional de una especie en la comunidad según su adecuación al hábitat (véase más atrás) tiene una importancia fundamental el modo de acceder al alimento y en última instancia, por tanto, la estructura anatómica del predador.

La dimensión trófica parece ser en gran medida independiente de las anteriores o al menos no guarda una relación lineal con ellas (la correlación entre la matriz de superposición en esta dimensión y cualquiera de las matrices en las restantes dimensiones carece de significación estadística). No obstante, la amplitud del nicho trófico está positivamente correlacionada con la amplitud del nicho en la dimensión "técnica de caza" ( $r_s = 0.964$ ;  $P < 0.01$ ;  $n = 8$ ), siendo la única correlación significativa de todas las po-

sibles combinaciones entre pares de nichos unidimensionales. Esto sugiere que realmente existe una cierta conexión entre la forma de utilización del espacio y el alimento obtenido, pero dicha conexión no parece obedecer a una relación lineal o curvilínea sencilla, a causa, posiblemente, de una profunda incidencia humana sobre la vegetación, que ha debido propiciar un desajuste entre el hábitat óptimo de la presa y el que realmente ocupa.

Insistiendo sobre las relaciones entre alimento y otras dimensiones del nicho, puede verse en la tabla 25 puede verse que la capacidad de sustentación de las especies, más que su peso, determina el tamaño medio de las presas capturadas: cuanto mayor es la sustentación de una rapaz, menor es el peso de estas últimas. La capacidad de detección de presas pequeñas viene en gran medida determinada por la posibilidad de volar a poca altura con un gasto bajo de energía, es decir, por la capacidad de sustentación (véase más atrás). Pero nótese además que las rapaces con mayor sustentación son precisamente las que cazan en medios con estrato herbáceo ralo y baja densidad de arbolado. La menor biomasa animal en dichos medios exige una búsqueda muy activa de la presa, que parece incidir en la captura incluso de las que tienen un reducido peso.

Como conclusión puede señalarse que la estructura de la vegetación influye decisivamente sobre el patrón de abundancia y distribución de presas potenciales y debe haber repercutido decisivamente a lo largo de la evolución en la conformación anatómica y subsidiariamente en los métodos de caza y modelo de presa perseguido por una especie dada.

De acuerdo con lo dicho, a partir de las matrices que expresan la superposición de los nichos específicos en las dimensiones "hábitat" y "técnica de caza", se ha obtenido, de forma aditiva (media aritmética), una tercera cuyo producto con la matriz de la di

TABLA 25

Valores de peso medio individual, sustentación y peso medio de la presa en ocho falconiformes de la comunidad. Siglas de las especies como en la tabla 1.

	peso medio individual	sustentación (1)	peso medio de la presa
Mm	828.5	41.26	93.71
Mm'	1033.6	48.45	72.81
Ag	949.6	27.74	187.25
Bb	848.3	32.16	99.24
Ah	3000.0	18.11	592.11
Hp	842.0	28.74	211.96
Ft	214.0	58.91	4.35
Fn	152.0	60.99	1.63

(1) En el texto se explica el significado y cálculo de este parámetro.

mensión "alimento" ha proporcionado la que consideramos refleja la aproximación más fiel al patrón de afinidades interespecíficas en la distribución de los recursos ecológicos globales y, en definitiva, a la estructuración comunitaria. El esquema resultante (figura 62) recuerda mucho al de la dimensión trófica, aunque ahora es más patente una estructuración por pares de especies. La superposición ecológica media, al haber admitido una independencia de la dimensión trófica, es obviamente más baja que en cualquiera de los ejes que configuran el nicho hiperespacial. Esto puede haber determinado que los valores de superposición de la matriz multidimensional estén infravalorados (Pianka, 1974; May, 1975). Pese a esto, Buteo buteo y Hieraetus pennatus, por un lado, y Milvus migrans y Milvus milvus, por otro, siguen constituyendo, como lo hacían en la dimensión trófica, dos pares de especies con una superposición media o media-alta en el uso de los recursos ecológicos globales. En el primer par, los efectivos relativos de cada especie parecen ajustarse a lo esperado en función de la adecuación al hábitat que cada una de ellas exhibe (véase más atrás) y por ello puede pensarse que no existe competencia fuerte entre ambas. El caso de los dos milanos es diferente, ya que aquí una de las dos especies (Milvus milvus) tiene unos efectivos relativamente reducidos, de acuerdo a la estructura del hábitat. La sensible elevación de la densidad de población de Milvus migrans en los últimos años, propiciada seguramente por el suministro no intencionado de alimento por parte del hombre (basureros, cadáveres atropellados, etc.) debe haber descabalado las posiciones originales de ambos milanos en la comunidad. Téngase en cuenta que el patrón de distribución territorial de Milvus milvus parece adecuado a la explotación de alimento disperso y uniformemente distribuido, mientras que el de Milvus migrans - parejas muy agrupadas que pue

219

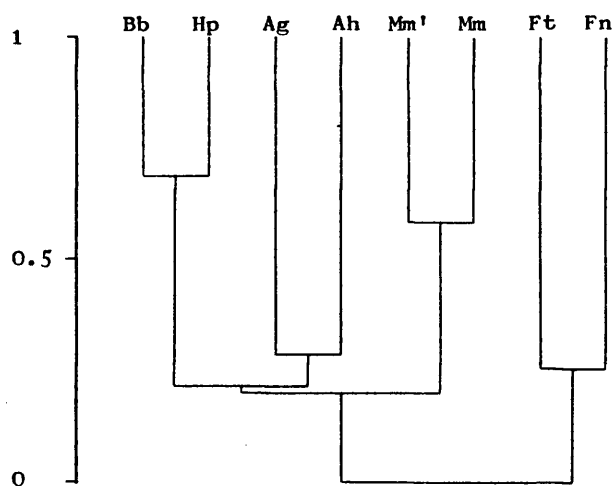


Figura 62: Dendrograma correspondiente a la matriz multidimensional global, resultante de conectar las matrices de superposición en los tres ejes unidimensionales considerados.

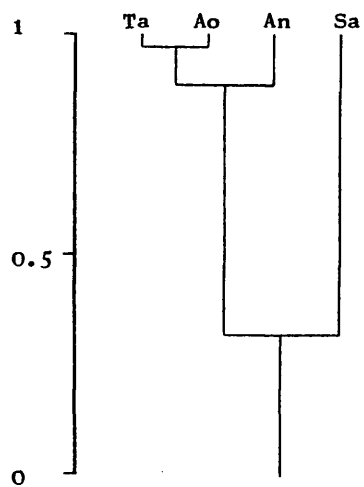


Figura 63: Dendrograma correspondiente a la matriz de superposición en la dimensión "alimento" en la comunidad de estrigiformes.



den favorecerse de las habilidades de otras en la localización del alimento - resulta idóneo para la utilización de fuentes alimenticias abundantes pero espaciadas (véase por ejemplo Ward y Zahavi, 1973 y Wiens, 1976), como lo son las que el hombre proporciona a estas aves. El incremento de los efectivos poblacionales de una especie incluida en un par de elevada superposición ecológica hace presumir que la competencia directa ha sido la principal causa de la escasa representación actual de Milvus milvus en el Guadarrama durante la temporada reproductora y que contrasta con su abundancia en otoño e invierno.

El par Falco tinnunculus-Falco naumanni muestra una superposición muy baja merced, fundamentalmente, a un acusado aislamiento espacial de Falco naumanni, no sólo de su congénere, sino del resto de los miembros de la comunidad. Sus reducidos efectivos poblacionales en nuestra área de estudio coadyuvan sin duda a este aislamiento. Podría pensarse que la causa principal de esta escasez poblacional es consecuencia de una competencia directa con Falco tinnunculus, pero la posición de la Primilla en el sistema definido por las variables "adecuación del hábitat" y "metabolismo de la comunidad" (véase la figura 44) sugiere que es la estructura de la vegetación en el área de estudio, poco apropiada para este falcónido, el factor que opera un mayor efecto en la determinación de dicha escasez.

La falta de datos de alimentación para Circaetus gallicus no ha permitido situar a dicha especie en la red de interrelaciones ecológicas de la comunidad. No obstante, lo antes comentado sobre su nicho trófico potencial permite aventurar que su posición con respecto a los restantes integrantes de la misma es relativamente aislada. Posiblemente su representación convencional en el dendrograma multidimensional conectaría en un nivel muy bajo de superpo-

sición con el grupo integrado por Buteo buteo, Hieraetus pennatus, Accipiter gentilis, Aquila heliaca, Milvus milvus y Milvus migrans.

#### 6.6. DISCUSION

Quizás el primer rasgo a destacar de la comunidad de falconiformes del Guadarrama sea la elevada diversidad con que utiliza los diferentes recursos ecológicos que constituyen la base sobre la que se estructura. Sólomente en la dimensión trófica el valor de la diversidad es ligeramente más bajo que en las restantes, pero en este hecho debe haber influido el no estar Circaetus gallicus incluida en los cálculos. Las estrategias para llegar al alto aprovechamiento de recursos que este hecho pone de manifiesto se pueden encuadrar en dos tipos bien diferenciados:

Por lo que respecta al hábitat de caza y técnica de caza, la estructuración en ambos ejes ambientales se realiza en base a una amplitud promedial de nicho específico equidistante entre los valores mínimo y máximo y a una superposición interespecífica intermedia o tendiendo a alta. Es decir, se produce una respuesta general de los miembros de la comunidad más próxima a una selección del tipo "grano fino" (véase Wiens, 1976), que conlleva una alta compartición del recurso considerado. Esta estrategia lleva asociado el hecho, al que ya nos hemos referido en distintas ocasiones, de que el aumento del número de categorías compartidas por dos o más especies va paralelo a un retardo del incremento esperado del valor de la superposición de nichos. Esto supone un esfuerzo más acentuado por una segregación interespecífica cuanto mayor es la porción que se comparte del recurso en cuestión y sugiere una acusada incidencia de la competición sobre la estructura de la comunidad.

Una segunda estrategia para el reparto ecológico se da en la dimensión "alimento" y en la subdimensión "hábitat de nidificación". Aquí, el valor medio del nicho específico es relativamente bajo y la superposición en el uso del recurso en cuestión notablemente inferior a la que veíamos en el caso precedente. Este modelo de estructuración se aproxima a una selección del tipo "grano grueso", es decir, hay una marcada preferencia de los miembros de la comunidad por la elección de una porción relativamente reducida del gradiente ambiental en cuestión, lo que posibilita una baja superposición interespecífica a lo largo del mismo. En el caso del hábitat de nidificación, este tipo de estructuración supone la compartición de un bajísimo número de las categorías en que se ha fragmentado el eje ambiental en cuestión. Sin embargo, en la dimensión trófica el número de dichas categorías, relativo al total establecido en cada caso, es considerablemente más alto, aunque al igual que sucedía en las dimensiones antes comentadas, se nota una marcada tendencia a minimizar la superposición conforme aumenta la compartición del recurso. Es decir, el eje trófico comparte ambos procedimientos de estructuración; por un lado, una selectividad diferencial tiende a aislar los nichos de las diferentes especies y, por otro, la porción del eje más compartida es utilizada con una marcada diversificación. Parece, por tanto, que la dimensión trófica es la que lleva implícitos los mecanismos más elaborados para minimizar la superposición interespecífica. Esto sugiere que este recurso ecológico es el que ejerce el efecto limitante más fuerte sobre la comunidad global, lo que en modo alguno significa que sobre una especie en particular puedan actuar con mayor intensidad factores limitativos de otra índole. Por otro lado, la similitud entre los dendrogramas trófico y global (es decir, el que expresa la superposición en función del nicho multidimensional) corrobora-

ra la importancia que la dimensión trófica tiene en la estructuración de la comunidad.

Schoener ha establecido que las dimensiones espaciales del nicho son más importantes que las dimensiones tróficas, como vía de segregación ecológica. Este hecho es muy acusado en comunidades de lagartos (Schoener, 1974; Schoener, en Gans y Tinkle, 1977) y de mamíferos (Schoener, 1974), así como en las de pequeños paseriformes (Cody, 1968; 1974). No obstante el mismo Schoener argumenta que la dimensión trófica es más importante para aquellos animales cuyo tamaño es grande en relación a su propio peso, que para aquellos que se alimentan de elementos relativamente pequeños. En el primer caso se encuentran la generalidad de las rapaces de nuestra comunidad, en la que acabamos de ver la preponderancia de la dimensión trófica como separador ecológico. Es indudable que la gran movilidad que caracteriza a las falconiformes y estrigiformes propicia una utilización relativamente poco selectiva de los hábitats de caza, y son las diferencias en peso, estructura anatómica y técnicas de caza, mucho más acusadas que las existentes entre los integrantes de comunidades de otros grupos animales, las que conducen a una relativa especialización alimentaria y a una divergencia de los nichos tróficos.

Lo antedicho implica que el factor alimento ha debido jugar un papel prioritario en la configuración de la comunidad a lo largo de la evolución, aunque sin duda en estrecha conexión con otros factores ambientales. La visión de una única comunidad es sin duda insuficiente para tratar de teorizar sobre un fenómeno de gran complejidad como es este al que nos acabamos de referir, pero es difícil sustraerse a hacer algunas consideraciones al respecto. La posibilidad de reconocer una comunidad fija, que explota fundamentalmente elementos maduros, y otra temporal o estacional, que

aprovecha la producción de elementos juveniles durante el periodo primavera-verano, y que se suceden una a la otra dentro de un ciclo anual, conlleva interesantes implicaciones sobre la historia evolutiva de la organización comunitaria. Es indudable que la existencia de un periodo cíclico con una reducida actividad faunística suprime temporalmente la variedad y abundancia de alimento que debió propiciar la diversificación de estos y otros predadores, y favorece un recrudecimiento de la competencia interespecífica en el seno de la comunidad. Además, en nuestro ecosistema, y en general en nuestras latitudes, se da la circunstancia de que el abandono de las áreas de reproducción por los individuos pertenecientes a especies migradoras se acompaña de un incremento, a veces muy patente de los efectivos poblacionales de aquellas sedentarias incluidas en un par de elevada superposición ecológica (léase Buteo buteo, Milvus milvus y Falco tinnunculus). Un tal incremento de los niveles de población en un periodo de brusco descenso de la disponibilidad general de alimento sugiere que la que podríamos llamar comunidad de migrantes ejerce un severo efecto limitante sobre las poblaciones de las susodichas especies sedentarias durante el periodo de nidificación. Este fenómeno no es sin embargo constante en todas las especies implicadas y no constituye un argumento definitivo en tanto no poseamos una mayor información al respecto. Entre otras causas, el grado de saturación de las comunidades más nortefías debe influir poderosamente, presumiblemente tanto como la competencia interespecífica, en los niveles poblacionales que en nuestro ecosistema, y en general en el área mediterránea, tienen las especies aludidas.

Pero si el alimento juega un papel preponderante sobre la estructuración comunitaria, la configuración fisionómica o estructura de la vegetación constituye un factor ambiental no menos trans-

cendente, aunque actúa en otro sentido y determina efectos diferentes. Esta estructura del tapiz vegetal, a la que nos hemos referido como "hábitat", lleva implícitos unos métodos de búsqueda y persecución de la presa, óptimos para su explotación, los cuales operarán como factor decisivo del número de especies que integrarán el conjunto comunitario y de las proporciones relativas de sus respectivas poblaciones. Esta regulación parece efectuarse a través de una influencia directa de este eje ambiental sobre cada una de las susodichas poblaciones (lo que hemos denominado adecuación del hábitat).

Aunque los factores trófico y estructural actúan presumiblemente en estrecha interdependencia, el primero debe constituir un techo limitante de la biomasa, o mejor, del metabolismo global de la comunidad de rapaces y en general de los consumidores de lo que hemos considerado como "alimento" (en esta categoría, muy heterogénea, están incluidos consumidores secundarios que ocupan una posición en la pirámide ecológica muy similar a la de algunos de nuestros predadores). Fijada esta capacidad máxima del ecosistema, la estructura de la vegetación operaría sobre la riqueza y diversidad específicas determinando un ajuste fino de la comunidad a sus características intrínsecas, hecho que debe incidir en un aprovechamiento óptimo de los recursos alimenticios.

Nos hemos referido hasta ahora al hablar de adecuación del hábitat a una de las subdimensiones espaciales del nicho, sin embargo los atributos de la vegetación, entendidos como hábitat de nidificación, tienen igualmente un efecto fundamental sobre los efectos globales de la comunidad. En este sentido, opinamos que hay una gran similitud, al menos desde un punto de vista cualitativo, entre los efectos que promueve la disminución de los factores "alimento" y "hábitat de nidificación" sobre el todo comunitario, aun

que la incidencia relativa de cada uno de ellos sobre las diferentes especies varía considerablemente. Así, por ejemplo, el alimento puede ser el factor limitante fundamental de la población de Aquila heliaca, especie que tiene amplias posibilidades para elegir el área de nidificación, en tanto sobre los efectivos de Falco tinnunculus durante el periodo de reproducción influye sobre todo el grado de disponibilidad de potenciales sitios de nidificación, desempeñando el alimento un papel secundario como factor limitativo.

Otra posible forma de interconexión entre los factores trófico y estructural viene determinada por el efecto que el grado de cobertura de la vegetación tiene sobre la accesibilidad y densidad del alimento, hecho al cual nos hemos referido en distintas ocasiones. Es indudable que una cobertura herbácea tupida dificulta la visión y captura de la presa, pero, por esta misma razón, propicia una densidad y diversidad animal mayor que la de aquellas zonas caracterizadas por un estrato herbáceo ralo. Por consiguiente, la actuación conjunta de los factores abundancia de alimento, disponibilidad de puntos potenciales de nidificación y estructura de la vegetación constituyen los factores próximos fundamentales en la determinación del nivel de población de una especie y, en definitiva, de la composición cualitativa y cuantitativa de la comunidad. De cualquier forma, otros factores adicionales, casi siempre surgidos como consecuencia de la actividad humana (persecución intensa de determinadas especies, alteración brusca del tapiz vegetal, suministro de fuentes alimenticias extras, etc.) ejercen sobre ella una influencia nada despreciable, cuyo efecto principal es una alteración muy acentuada de la importancia relativa y absoluta de algunos de sus miembros.

Aunque los mencionados factores son los que a corto plazo de-

sencadenan respuestas ecológicas de los individuos que integran la comunidad, la fuerte tendencia al aislamiento ecológico interespecífico que revela la estructura comunitaria sugiere que la competencia ha desempeñado un papel fundamental como factor último en su configuración. A nuestro juicio, la competencia entre especies, como tal factor último, no propicia respuestas inmediatas a nivel individual, debiendo entenderse su actuación sobre la comunidad en un contexto evolutivo en el que la especie, y no el individuo, es el elemento sensible.

#### 6.7. LA COMUNIDAD DE ESTRIGIFORMES

Aunque la separación de las cuatro especies del Orden Strigiformes, que forman parte de nuestra comunidad, del resto de los demás componentes es un tanto artificiosa, dos hechos la justifican: por un lado, los ritmos circadianos de cada uno de ambos grupos, completamente opuestos, separan sus respectivos horarios de actividad diaria - sólo Athene noctua superpone algo su periodo de actividad con el de los cazadores diurnos - y en cierta medida los aíslan ecológicamente. Por otro lado, la actividad nocturna de este grupo de especies determina que la mayor parte de los aspectos que se han estudiado en la comunidad de rapaces diurnas exija, para ser abordados, la utilización de métodos y material sofisticado, que no ha estado a nuestra disposición. Sólo en la dimensión trófica es posible una comparación entre los resultados obtenidos al estudiar ambos grupos taxonómicos.

En la figura 63 queda patente el hecho de que sólo Strix aluco queda bien segregado de las restantes tres especies en la dimensión trófica, merced a la importancia biomásica que los gazapos desempeñan en su dieta. Asio otus, Tyto alba y Athene noctua constituyen un grupo muy homogéneo, caracterizado por su elevada de-



pendencia de los pequeños mamíferos. El marcado carácter insectívoro de Athene noctua y Strix aluco, por lo que a frecuencia de captura se refiere, y que aparentemente segrega a ambas especies de Tyto alba y Asio otus, está estrechamente ligado al comportamiento de ambas especies en otras dimensiones del nicho. Concretamente, la estructura anatómica que las caracteriza, cuyos rasgos más sobresalientes son la redondez y escasa longitud de las alas, incide en una elevada frecuencia de utilización del acecho como técnica de caza (véase Smeenk, 1972) y subsiguientemente - recuérdese lo que decíamos al hablar de las falconiformes - en una alta predación sobre presas muy pequeñas. Según esto, la dimensión técnica de caza contribuye de forma importante a la separación ecológica de Athene noctua del grupo formado por Asio otus y Tyto alba, predadores cuyas largas alas les permiten buscar a la presa haciendo uso del vuelo como técnica básica.

La distribución de los elementos-presa determinados según un criterio taxonómico diferente y la consideración de las frecuencias de captura, en lugar de la dependencia energética, determina, como ya hemos discutido, que la filtración de información a la dimensión trófica procedente de otras dimensiones del nicho sea más intensa. Particularmente, la inclusión del taxon "especie" al efectuar la medición de la amplitud de nicho determina que las posibles diferencias detectadas entre dos rapaces se deban tanto a inclinaciones tróficas distintas, como a una selección particular de cada una de ellas de los hábitats de caza y de nidificación; esto es así desde el momento en que dichas especies-presa muestren diferencias en sus hábitos y modos de vida.

La aplicación de este procedimiento demuestra que las dos especies más afines de la comunidad en cuanto a sus inclinaciones alimentarias y métodos de caza - Tyto alba y Asio otus - presen

tan unas tendencias en la selección del hábitat de caza lo suficientemente divergentes como para permitir un considerable aislamiento de sus respectivas posiciones dentro de la comunidad (Veiga, 1980).

Seguramente la selección del hábitat de nidificación tiene para las estrigiformes mayor importancia que para las falconiformes como elemento de segregación ecológica. Esto se debe, por un lado, a la reducida extensión del territorio de las especies implicadas - ya hemos discutido la relación entre dicha extensión y el grado en que el hábitat de nidificación contribuye a la separación espacial - y, por otro, a la baja densidad de población que todas y cada una de ellas tienen en nuestro ecosistema. Este último atributo acentúa los efectos que ejerce la susodicha selección espacial en la estructura de la comunidad.

La dependencia de las estrigiformes de nidos viejos de otras aves (en el caso de Asio otus) o de hoquedades en árboles y pedreras (caso de Strix aluco y Athene noctua) o de edificios apropiados (caso de Tyto alba), parece constituir un importante factor limitativo de las poblaciones que estamos estudiando. Posiblemente Strix aluco sea la especie más afectada, dado que precisa huecos amplios en árboles - escasísimos en las formaciones de coníferas que constituyen el paisaje más extendido del Guadarrama - para depositar sus huevos. Este problema es compartido parcialmente por Athene noctua, pero esta especie precisa hoquedades de menor capacidad y además utiliza también de buen grado las que se abren en edificios y en las pedreras resultantes de la erosión de los afloramientos graníticos, tan típicos y abundantes en esta sierra.

Así pues y como en el caso de la comunidad de falconiformes, tanto la disponibilidad de alimento como la de puntos potenciales de nidificación actúan por separado en la delimitación de los efec

tivos máximos de cada población, si bien la importancia relativa de ambos factores varía considerablemente según la especie que se considere. Sorprende a primera vista que alguna de dichas poblaciones, no afectada de forma severa por el segundo de ellos, pueda estar limitada por el alimento cuando éste está constituido por especies en principio muy abundantes. Si recordamos, sin embargo, lo dicho al hablar de las oscilaciones intra e interanuales de la dieta de Asio otus, acertaremos a comprender que no es tanto la falta general de alimento, sino su extremadamente baja disponibilidad durante los meses secos la que determina el efecto limitante con una mayor incidencia sobre las poblaciones de las estrigiformes. A diferencia de lo que ocurre en las falconiformes, este grupo de predadores está muy mal capacitado para explotar una fuente alternativa de alimento distinta de aquella en la que está relativamente especializado. Este problema, que tiene la incidencia más acusada sobre Asio otus, repercute en mayor o menor grado sobre todas las rapaces nocturnas de la comunidad, y en unión al factor espacial al que acabamos de referirnos debe decidir el hecho de que ninguna de ellas alcance el grado de especie dominante en la comunidad.

Las oscilaciones interanuales de la disponibilidad de alimento, motivadas básicamente por los altibajos poblacionales de los microtinos que viven en esta sierra, actúan en el mismo sentido que el factor de variación intraanual y ejercen un efecto sumatorio con el de éste. Nuevamente la incapacidad de los predadores nocturnos para sustituir estos elementos de la dieta sin una pérdida de eficiencia ecológica parece explicar la escasa prosperidad de sus poblaciones en el ecosistema estudiado, que además oscilarán a tenor de las fluctuaciones de las de sus presas básicas.

## 7. CONSIDERACIONES FINALES

Trataremos de sintetizar aquí los aspectos más destacados de la ecología de la comunidad de rapaces del Guadarrama, incidiendo en aquellos rasgos que, tanto desde el punto de vista de las especies componentes como del conjunto que integran, la caracterizan frente a las que son propias de ecosistemas más septentrionales. Destaca en este sentido el aislamiento no sólo temporal sino también trófico existente entre las estrigiformes y falconiformes de nuestra comunidad, merced a la marcada especialización del primero de estos grupos sobre los pequeños mamíferos. Las falconiformes, por el contrario, exhiben aquí nichos relativamente amplios y dependen muy poco de estos vertebrados, situación muy diferente de la que acontece en Centroeuropa, donde particularmente Microtus arvalis es una presa fundamental para un gran número de rapaces, ya sean diurnas o nocturnas. Este contraste entre ambas áreas geográficas parece ser en gran parte consecuencia de la actividad casi estrictamente nocturna de este grupo-presa en nuestras latitudes. La dependencia de las estrigiformes de un grupo con efectivos muy fluctuantes determina el que sus poblaciones se vean directamente afectadas por las oscilaciones de los mismos. No obstante, estas oscilaciones no son tan marcadas como en Centroeuropa, seguramente porque tampoco lo son tanto las de sus presas básicas, hecho en el que influyen sobre todo las características intrínsecas del medio mediterráneo. En las falconiformes, la explotación de una amplia gama de recursos minimiza los efectos de una reducción temporal de alguno de los grupos-presa explotados y posibilita una notable estabilidad de sus poblaciones.

Al menos en Asio otus, las oscilaciones intraanuales de la dieta, estrechamente asociadas al grado de abundancia de sus presas básicas, ponen de manifiesto la gran dependencia que de los micro

tinios exhiben ésta y también otras estrigiformes en nuestro ecosistema. La reducida disponibilidad de este grupo-presa durante los meses de verano, que parece característica de los ambientes mediterráneos, incide entonces decisivamente en la fijación del periodo reproductor, que o bien se sitúa muy temprano en el año (Asio otus) o ya concluida la sequía estival (Tyto alba). Para las falconiformes el problema es distinto, ya que el verano constituye la mejor época del año, por lo que a disponibilidad de alimento se refiere, al poner a su alcance un amplio abanico de presas, muchas de ellas inaccesibles en otros periodos anuales (anfibios, gazapos, reptiles y aves volantonas, entre otras). Como consecuencia, en la primavera avanzada y el verano tiene lugar de forma generalizada la ceba de los pollos. La diferente cronología reproductora entre ambos grupos de rapaces constituye entonces otro elemento ecológico separador de sus posiciones en la comunidad estudiada.

Los problemas que afectan a las falconiformes en el ecosistema del Guadarrama difieren bastante de los expuestos para las estrigiformes: el estudio autoecológico de Falco tinnunculus sugiere que el progresivo agotamiento del alimento en el territorio regularmente explotado, como consecuencia de la predación sostenida sobre elementos con una elevada posición en la pirámide ecológica, y por ello con una baja tasa de renovación de sus poblaciones, determina la necesidad de un progresivo alejamiento del nido en busca de las presas. Consecuencia inmediata de este hecho es la inclusión en la dieta de elementos-presa cada vez mayores, que permitan un balance energético óptimo. El retardo del crecimiento que muestra este falcónido en nuestro ecosistema, con relación al registrado en áreas centroeuropeas, constituye una prueba más del severo efecto limitativo que ejerce aquí el alimento.

En síntesis, podemos afirmar que la actuación limitante del medio mediterráneo sobre las estrigiformes y falconiformes, respectivamente, es claramente diferencial y se ejerce por mecanismos muy diferentes: para las primeras, la general escasez de las presas sobre las que están altamente especializadas y la existencia de un periodo crítico anual imponen serias restricciones a sus poblaciones, de forma que ninguna especie de este grupo alcanza el grado de dominante en la comunidad. Esto, unido al carácter fluctuante de las susodichas presas, determina que la capacidad de predecibilidad, incluso a corto plazo, de la disponibilidad de alimento por estos predadores sea muy reducida, lo que parece incidir en tamaños de puesta francamente por encima del número de pollos que habitualmente abandona el nido. Digamos que esta problemática, al menos cualitativamente, es compartida por las estrigiformes de ecosistemas más septentrionales. En el caso de las falconiformes, la rareza de consumidores primarios - tales como lemmings, microtinos, etc. - en el ecosistema del Guadarrama determina una fuerte presión predatoria sobre consumidores secundarios y por tanto un alargamiento de las cadenas tróficas. Esto reduce la cantidad de energía disponible en el nivel de los predadores que estamos considerando (véase Odum, 1972), pero a la vez facilita la entrada en juego de mecanismos de retroalimentación favorecedores de la estabilidad de la comunidad (véase MacArthur, 1955), atributo que caracteriza bien a nuestro conjunto de especies frente a los que son propios de los ecosistemas eurosiberianos. No obstante, la predación reiterada sobre elementos-presa con una posición relativamente alta en la pirámide ecológica parece incidir en una acusada disminución de sus efectivos dentro del territorio de caza conforme discurre la nidificación. El efecto detallado de este fenómeno sobre la densidad de población, la ex-

tensión del territorio, el espectro alimentario y la productividad está aún por investigar y constituye una problemática seguramente propia de ecosistemas mediterráneos o similares.

Todo lo hasta ahora dicho permite comprender el predominio de las falconiformes sobre las estrigiformes en nuestra comunidad, hecho que contrasta con lo que acontece en comunidades más norteañas, en las cuales ambos grupos tienen una importancia equiparable. La imposibilidad de una segregación ecológica sustancial a causa de la marcada especialización trófica de las estrigiformes determina que la baja disponibilidad de alimento en nuestro ecosistema respecto a la que disfrutaban en los templados centroeuropeos se traduzca en una considerable reducción del número de especies que conviven en él. En las falconiformes, la diversidad de utilización de los recursos ecológicos es notablemente más elevada, merced a la mayor flexibilidad y posibilidad de divergencia de los nichos específicos, lo que permite una mayor variedad y abundancia de los representantes de este grupo taxonómico. De cualquier forma, el alimento es el factor limitante principal de las poblaciones de falconiformes, como sugiere el hecho de que es en esta dimensión del nicho en la que aparecen los mecanismos más elaborados para un aislamiento interespecífico. Esto contrasta con lo que acontece en comunidades más norteañas, donde la superabundancia, aunque temporal, del alimento, muy marcada en determinados años "pico", determina un elevado empaquetamiento de especies en la explotación del recurso en cuestión. Seguramente el diferente modelo de repartición anual de la productividad en latitudes mediterráneas, mucho más uniforme que en las regiones del Centro y Norte de Europa, debe haber propiciado el que la competencia interespecífica directa haya desempeñado a lo largo de la evolución un papel preponderante en la composición y estructura comunitaria.

En las últimas, por el contrario, la alternancia de periodos de superabundancia y escasez de los recursos básicos para el soporte de la comunidad determina que sean las oscilaciones bruscas de la disponibilidad de alimento el factor con una influencia capital en su composición, ejerciendo la competencia un efecto secundario. En concreto, el límite que el factor trófico impone a las comunidades eurosiberianas existe sólo durante un fragmento del intervalo anual y determina la emigración y fuerte mortalidad asociada de una parte considerable de los efectivos de sus poblaciones. Esto supone que en el periodo de abundancia subsiguiente, la comunidad no esté saturada, con lo cual el alimento no será limitativo y la competencia, entonces, muy débil. En nuestro ecosistema, aunque la disponibilidad de alimento durante el periodo de reproducción parece ser más baja que en los ecosistemas templados europeos, la menor brusquedad en la alternancia anual de dos periodos de abundancia y escasez propicia una tendencia a la ocupación continuada; la marcha de los migrantes transaharianos se acompaña con la llegada de individuos que procedentes del Centro y Norte de Europa invernan en el área de estudio. La no relajación de la presión de predación en ningún momento del año imposibilita la superabundancia de alimento, hecho al que coadyuvan las características ambientales del medio mediterráneo, y determina el papel preponderante de la competencia en la configuración de la comunidad.

En el conjunto de predadores que hemos estudiado - y básicamente en el grupo de las falconiformes -, la dimensión trófica es la que lleva implícita los mecanismos más elaborados para una segregación de los nichos ecológicos y la que realmente contribuye en mayor medida al aislamiento interespecífico. La preponderancia del eje trófico sobre otros ejes ambientales en la distribución



de los recursos ofrecidos por el medio contrasta con lo que acontece en la generalidad de las comunidades animales, en las que el el espacio constituye la dimensión más operativa (Cody, 1968, 1974; Schoener, 1974; Schoener, en Gans y Tinkle, 1977). No obstante, la estructura de la vegetación actúa estrechamente imbricada con la disponibilidad de alimento en la estructuración comunitaria. En este sentido, es posible reconocer una forma óptima de utilización del espacio, de acuerdo a dicha estructura, para una maximización de la eficiencia en la explotación de los recursos tróficos. Esta forma de utilización viene definida por el método de caza y la estructura anatómica de las especies implicadas, parámetros a través de los cuales la acción sinérgica de los dos factores ecológicos mencionados, es decir, disponibilidad de alimento y estructura de la vegetación, determina la composición y diversidad específica de la comunidad.

## 8. BIBLIOGRAFIA

- AMAT, J.A. y SORIGUER, R.C. (1981). Analyse comparative des régimes alimentaires de l'Effraie Tyto alba et du Moyen-Duc Asio otus dans l'ouest de l'Espagne. *Alauda*, 49: 112-120.
- AMORES, F. (1979). Estructura de una comunidad de rapaces en el ecosistema mediterráneo de Sierra Morena durante el periodo reproductor. Tesis doctoral; Madrid.
- AMORES, F. y Franco, A. (1981). Alimentation et écologie du Circaète Jean-le-Blanc dans le sud de l'Espagne. *Alauda*, 49: 59-61.
- ANDREW, R.J. (1956). Territorial behaviour of the Yellowhammer Emberiza citrinella and Corn Bunting E. calandra. *Ibis*, 98: 502-505.
- ARAUJO, J.; REY, J.M.; LANDIN, A. y MORENO, A. (1974). Contribución al estudio del Buho Chico (Asio otus) en España. *Ardeola*, 19: 397-428.
- BELLOT, F. (1978). El tápiz vegetal de la Península Ibérica. H. Blume Ediciones; Madrid.
- BERGMAN, G. (1961). The food of birds of prey and owls in Fennoscandia. *Br. Birds*, 54: 307-320.
- BERNIS, F. (1973). Más sobre fenología de reproducción y status de Aquila chrysaetos en Iberia. *Ardeola*, 19: 447-454.
- BESSON, J. (1964). L'Aigle Royal (Aquila chrysaetos) dans les Alpes du sud. *Alauda*, 32: 45-50.
- BLONDEL, J. (1967). Réflexions sur les rapports entre prédateurs et proies chez les Rapaces. I.- Effects de la prédateurs sur les populations de proies. *Terre et Vie*, 21: 5-32.
- BOVET, J. (1963). Etude par l'analyse du contenu de pelotes de Chouette Effraie (Tyto alba) des fluctuations dans les popu-

- lations de Micromammifères. Revue suisse Zool., 70: 244-249.
- BROWN, L.H. (1969). Status and breeding success of Golden Eagles in north-west Sutherland in 1967. Br. Birds, 62: 345-363.
- BROWN, L.H. (1976). Birds of prey. Their biology and ecology. Hamlyn; Londres.
- BROWN, L.H. y AMADON, D. (1968). Eagles, hawks and falcons of the world. Feltham; Middlesex.
- BROWN, L.H. y WATSON, A. (1964). The Golden Eagle in relation to its food supply. Ibis, 106: 78-100.
- CALDERON, J. y COLLADO, E. (1976). Selectividad en la predación de la Lechuza Común (Tyto alba) sobre Rana ridibunda. Doñana A.V., 3: 129-136.
- CAVE, A.J. (1968). The breeding of the Kestrel Falco tinnunculus L. in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. Neth. J. Zool., 18: 313-407.
- CHALINE, J.; BAUDVIN, H.; JAMMOT, D. y SAINT-GIRONS, M.Ch. (1974). Les proies des rapaces. Petits Mammifères et leur environnement. Doin; Paris.
- CODY, M.L. (1968). On the methods of resource division in grassland bird communities. Amer. Natur., 102: 107-147.
- CODY, M.L. (1974). Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press; New Jersey.
- COLWELL, R.K. y FUTUYMA, D.J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology, 52: 567-576.
- CORRAL, J.F.; CORTES, J.A. y GIL, J.M. (1979). Contribución al estudio de la alimentación de Asio otus en el sur de España. Doñana A.V., 6: 179-190.
- COSTA, M. (1973). Estudio sinecológico de los matorrales de la provincia de Madrid. Tesis doctoral; Madrid.
- CRAIGHEAD, J.J. y CRAIGHEAD, F.C. (1956). Hawks, owls and wildli-

fe. Harrisburg; Pennsylvania.

- CRAMP, S. y SIMMONS, K.E.L. (eds.) (1979). Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa. V.II.- Hawks to Bustards. Oxford University Press; Oxford.
- DAVIES, N.B. (1977). Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (Muscicapa striata): A field study on optimal foraging. Anim. Behav., 25: 1016-1033.
- DAVIS, T.A.W. (1960). Kestrel pellets at a winter roost. Br. Birds, 53: 281-284.
- DAVIS, T.A.W. (1975). Food of the Kestrel in Winter and early Spring. Bird Study, 22: 85-91.
- DELIBES, M. (1975). Alimentación del Milano Negro (Milvus migrans) en Doñana (Huelva, España). Ardeola, 21: 183-207.
- DELIBES, M. (1978). Ecología alimenticia del águila imperial ibérica (Aquila adalberti) en el Coto Doñana durante la crianza de los pollos. Doñana A.V., 5: 35-60.
- DELIBES, M.; CALDERON, J. y HIRALDO, F. (1975). Selección de presa y alimentación en España del Aguila Real (Aquila chrysaetos). Ardeola, 21: 285-303.
- DRENT, R.H. y DAAN, S. (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. Ardea, 68: 225-252.
- DUNN, E.H. (1975). Caloric intake of nestling double-crested cormorants. Auk, 92: 553-565.
- ELTON, C. (1942). Voles, mice and lemmings - Problems in population dynamics. Oxford University Press. Londres.
- EMLEN, J.M. (1966). The role of time and energy in food preferences. Amer. Natur., 100: 611-617.
- EMLEN, J.M. (1968). Optimal choice in animals. Amer. Natur., 102: 385-389.
- FAIRLEY, J.S. y McLEAN, A. (1965). Notes on the summer food of the

- Kestrel in northern Ireland. Br. Birds, 58: 145-148.
- FERGUSON-LEES, I.J. (1972). Kestrels nesting close together. Br. birds, 65: 257-258.
- FERNANDEZ CRUZ, M. (1973). Sobre la alimentación del Milano Negro (Milvus migrans) en la estación ornitológica de "El Borbollón" (Cáceres). Ardeola, 19: 337-343.
- FRANCO, A. y ANDRADA, J. (1977). Alimentación y selección de presa en Falco naumanni. Ardeola, 23: 137-187.
- FROCHOT, B. (1967). Réflexions sur les rapports entre prédateurs et proies chez les Rapaces. II.- Influence des proies sur les Rapaces. Terre et Vie, 21: 33-62.
- FROST, R.A. (1972). Two pairs of Kestrels nesting on one electricity pylon. Br. Birds, 65: 256-257.
- GALUSHIN, V.M. (1974). Synchronous fluctuations in populations of some Raptors and their prey. Ibis, 116: 127-134.
- GANS, C. y TINKLE, D.W. (eds.) (1977). Biology of the Reptilia. V. 7.- Ecology and Behaviour. Academic Press Inc.; Londres.
- GARZON, J. (1973). Contribución al estudio del status, alimentación y protección de las falconiformes en España Central. Ardeola, 19: 279-330.
- GEROUDET, P. (1965). Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe. Delachaux et Niestlé. Neuchatel.
- GIBB, J. (1956). Food, feeding habits and territory of the Rock Pipit Anthus spinoletta. Ibis, 98: 506-530.
- GIBB, J.A. (1962). Tinbergen's hypothesis of the role of specific search images. Ibis, 104: 106-111.
- GLUE, D.E. (1977). Breeding biology of Long-eared owls. Br. Birds, 70: 318-331.
- GLUTZ, U.N.; BAUER, K.M. y BEZZEL, E. (1971). Handbuch der Vögel Mitteleuropas. V. 4. Akademische Verlagsgesellschaft; Frank-

furt.

- GOSS-CUSTARD, J.D. (1977). Optimal foraging and the size selection of worms by Redshank, Tringa totanus, in the field. *Anim. Behav.*, 25: 10-29.
- GROSSMAN, J.L. y HAMLET, J. (1964). *Birds of prey of the world*. Clarkson N. Potter Inc.; New York.
- HAGEN, Y. (1965). The food, population fluctuations and ecology of the Long-eared Owl (Asio otus L.) in Norway. *Medd. Stat. Viltunders.*, 2, 23: 1-43.
- HAGEN, Y. (1969). Norwegian studies on the reproduction of birds of prey and owls in relation to micro-rodent population fluctuations. *Fauna*, 22: 73-126.
- HAIRSTON, N.G.; SMITH, F.E. y SLOBODKIN, L.B. (1960). Community structure, population control and competition. *Amer. Natur.*, 94: 421-425.
- HERRERA, C.M. (1974). Trophic diversity of the Barn Owl Tyto alba in continental Western Europe. *Ornis Scand.*, 5: 181-191.
- HERRERA, C.M. (1977). *Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes en el sur de España*. Tesis doctoral; Sevilla.
- HERRERA, C.M. y HIRALDO, F. (1976). Food-niche and trophic relationships among European Owls. *Ornis Scand.*, 7: 29-41.
- HESPENHEIDE, H.A. (1971). Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis*, 113: 59-72.
- HINDE, R.A. (1956). The biological significance of territories of birds. *Ibis*, 98: 340-369.
- HONER, M.R. (1963). Observations on the Barn Owl in the Netherlands in relation to its ecology and population fluctuations. *Ardea*, 51: 158-195.

- HURTUBIA, J. (1973). Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology*, 54: 885-890.
- KAHL, M.P. (1962). Bioenergetics of growth in nestling Wood Storks. *Condor*, 64: 169-183.
- KENDEIGH, S.Ch. (1970). Energy requirements for existence in relation to size of bird. *Condor*, 78: 60-65.
- KREBS, J.R.; RYAN, J.C. y CHARNOV, E.L. (1974). Hunting by expectation or optimal foraging?. A study of patch use by chickadees. *Anim. Behav.*, 22: 953-964.
- KREBS, J.R.; ERICHSEN, J.T.; WEBBER, M.I. y CHARNOV, E.L. (1977). Optimal prey selection in the Great Tit (*Parus major*). *Anim. Behav.*, 25: 30-38.
- LACK, D. (1948). The significance of clutch size. Parte 3. *Ibis*, 90: 25-45.
- LACK, D. (1950). The breeding season of European birds. *Ibis*, 92: 288-316.
- LACK, D. (1954). The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press. Oxford.
- LACK, D. (1968). Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen; Londres.
- LACK, D. y SILVA, E. (1949). The weight of nestling Robins. *Ibis*, 91: 64-78.
- LAZARUS, J. (1972). Natural selection and the functions of flocking in birds: a reply to Murton. *Ibis*, 114: 556-558.
- LASIEWSKI, R.C. y DAWSON, W.R. (1967). A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, 69: 13-23.
- LEVINS, R. y MacARTHUR, R. (1969). An hypothesis to explain the incidence of monophagy. *Ecology*, 50: 910-911.
- LIND, H. (1965). Parental feeding in the Oystercatcher (Haematopus

- ostralegus (L)). D.O.F.T., 59: 1-31.
- LINKOLA, P. y MYLLIMAKI, A. (1969). Der Einfluss der Kleinsäugerfluktuationen auf das Brüten einiger Kleinsäugerfressender Vögel in südlichen Häme, Mittelfinnland 1952-1966. *Ornis Fenn.*, 46: 45-78.
- LOCKIE, J.D. (1955). The breeding habits of Short-eared Owls after a vole-plague. *Bird Study*, 2: 53-69.
- LOPEZ GORDO, J.L. (1973). Sobre la alimentación del Cábaro (Strix aluco) en España Central. *Ardeola*, 19: 429-437.
- LOPEZ GORDO, J.L.; LAZARO, E. y FERNANDEZ-JORGE, A. (1977). Comparación de las dietas de Strix aluco, Asio otus y Tyto alba en un mismo biotopo de la provincia de Madrid. *Ardeola*, 23: 189-221.
- LUNDBERG, A. (1979). Residency, Migration and a Compromise: Adaptations to Nest-site Scarcity and Food Specialization in three Fennoscandian Owl Species. *Oecologia*, 41: 273-281.
- LUNDBERG, A. (1980). Why are the Ural Owl Strix uralensis and the Tawny Owl S. aluco parapatric in Scandinavia?. *Ornis Scand.*, 11: 116-120.
- MACARTHUR, R. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536.
- MACARTHUR, R. (1970). Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoret. Pop. Biol.*, 1: 1-11.
- MACARTHUR, R.H. y MacARTHUR, J.W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598.
- MACARTHUR, R.H. y PIANKA, E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *Amer. Natur.*, 100: 603-609.
- MARGALEF, R. (1974). *Ecología*. Omega; Barcelona.
- MARTI, C.D. (1976). A review of prey selection by the Long-eared Owl. *Condor*, 78: 331-336.



- MAY, R.M. (1975). Some notes on estimating the competitive matrix. *Ecology*, 56: 737-741.
- McCARTAN, L. y SIMMONS, K.E.L. (1956). Territory in the Great Crested Grebe Podiceps cristatus re-examined. *Ibis*, 98: 370-378.
- McGAHAN, J. (1968). Ecology of the Golden Eagle. *Auk*, 85: 1-12.
- MOORE, N.W. (1957). The past and present status of the Buzzard in the British Isles. *Br. Birds*, 50: 173-197.
- MUELLER, H.C. (1973). The relationship of hunger to predatory behaviour in hawks (Falco sparverius and Buteo platypterus). *Anim. Behav.*, 21: 513-520.
- MURTON, R.K. (1971). Why do some bird species feed in flocks?. *Ibis*, 113: 534-536.
- MURTON, R.K.; ISAACSON, A.J. y WESTWOOD, N.J. (1963). The feeding ecology of the Woodpigeon. *Br. Birds*, 56: 345-375.
- MURTON, R.K. y WESTWOOD, N.J. (1977). Avian breeding cycles. Clarendon Press. Oxford.
- NEWTON, I. (1979). Population ecology of raptors. T. & A.D. Poyser; Berkhamsted.
- NEWTON, I. (1980). The role of food in limiting bird numbers. *Ardea*, 68: 11-30.
- NOVAL, A. (1975). El libro de la fauna ibérica. Ed. Naranjo; Oviedo.
- NUNN, G.L.; KLEM, D.; KIMMEL, T. y MERRIMAN, T. (1976). Surplus killing and caching by American Kestrels (Falco sparverius). *Anim. Behav.*, 24: 759-763.
- ODUM, E.P. (1972). Ecología. Edición española. Nueva Editorial Interamericana. Mexico.
- OGDEN, J.C.; KUSHLAN, J.A. y TILMANT, J.T. (1976). Prey selectivity by the Wood Stork. *Condor*, 78: 324-330.
- OPDAM, P.; THISSEN, J.; VERSCHUREN, P. y MUSKENS, G. (1977). Fee-

- ding ecology of a population of Goshawk Accipiter gentilis.  
J. Orn., 118: 35-51.
- OSBORNE, T.O. (1981). Ecology of the Red-Necked Falcon Falco chic-  
quera in Zambia. Ibis, 289-297.
- PARKER, A. (1977). Kestrel hiding food. Br. Birds, 70: 339-340.
- PAZ, J.L.; SOLIS, F. y LUBIAN, J.M. (1978). Notas ornitológicas  
breves. Halcón Abejero. Ardeola, 24: 257.
- PEET, R.K. (1974). The measurement of species diversity. Ann. Rev.  
Ecol. Syst., 5: 285-307.
- PEREZ CHISCANO, J.L. (1973). Sumario informe sobre alimentación  
de Rapaces en el Nor-Este de la provincia de Badajoz. Ardeo-  
la, 19: 331-343.
- PIANKA, E.R. (1972). r and k selection or b and d selection?. Amer.  
Natur., 106: 581-588.
- PIANKA, E.R. (1973). The structure of lizard communities. Ann. Rev.  
Ecol. Syst., 4: 53-74.
- PIANKA, E.R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. Proc.  
Nat. Acad. Sci. USA. 71: 2141-2145.
- PIELOU, E.C. (1969). An introduction to mathematical ecology. Wi-  
ley; New York.
- PINOWSKI, J. y RYSZKOWSKI, L. (1962). The Buzzard's versatility  
as a predator. Br. Birds, 55: 470-475.
- PORTER, R.F. (1970). Studies of less familiar birds. 161. Booted  
Eagle. Br. Birds, 63: 333-337.
- RACZYNSKI, J. y RUPRECHT, A.L. (1974). The effect of digestion on  
the osteological composition of owl pellets. Acta Orn., 14:  
25-38.
- RAPPORT, D.J. (1971). An optimization model of food selection.  
Amer. Natur., 105: 575-587.

- RAPPORT, D.J. (1980). Optimal foraging for complementary resources. *Amer. Natur.*, 116: 324-346.
- REY, J.M. (1973). Notas sobre Mastozoología Ibérica. I. Las características biométricas y morfológicas del topillo campesino Microtus arvalis asturianus, del Sistema Ibérico. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 71: 283-297.
- RICKLEFS, R.E. (1967). A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48: 978-983.
- RICKLEFS, R.E. (1968). Patterns of growth in birds. *Ibis*, 110: 419-451.
- RICKLEFS, R.E. (1973). Patterns of growth in birds. II. Growth rate and mode of development. *Ibis*, 115: 177-201.
- RICKLEFS, R.E. (1976). Growth rates of birds in the humid New World tropics. *Ibis*, 118: 179-207.
- RIVAS, S. (1963). Estudio de la vegetación y flora de las sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales del Instituto Botánico A.J. Cavailles*. Tomo XXI. Fascículo I.
- ROCKENBAUCH, D. (1968). Siedlungsdichte und Brutergebnis bei Turmfalken (Falco tinnunculus) und Waldohreulen (Asio otus) in den Extremjahren 1965-67 auf der Schwäbischen Alb. *Vogelwelt*, 89: 168-174.
- ROYAMA, T. (1966). Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling great tits Parus major. *Ibis*, 108: 313-347.
- SAINT-GIRONS, M.Ch. y SPITZ, F. (1966). A propos de l'étude des micromammifères par l'analyse des pelotes de rapaces. Interet et limites de la methode. *Terre et Vie*, 20: 3-18.
- SANS-COMA, V; CLARAMUNT, T. y GOSALBEZ, J. (1976). Die Mittelmeer-Kleinwühlmaus, Pitymys duodecimcostatus (de Sely.-Longchamps, 1839), in der Ernährung der Schleiereule (Tyto alba) in Kata-

- SCHOENER, T.W. (1968). Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, 49: 123-141.
- SCHOENER, T.W. (1969). Models of optimal size for solitary predators. *Amer. Natur.*, 103: 277-313.
- SCHOENER, T.W. (1971). Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369-404.
- SCHOENER, T.W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- SCHUZ, E. (1938). *Über Biologie und Ökologie des Weibstorches*. *Proc. VIII Int. Orn. Congr. Oxford*, 577-591.
- SIMMS, C. (1961). Indications of the food of the Kestrel in upland districts of Yorkshire. *Bird Study*, 8: 148-151.
- SIMMS, C. (1973). Kestrels nesting close together. *Br. Birds*, 66: 76-77.
- SLADEK, J. (1961). Beitrag zur Kenntnis der Nahrungsökologie des Mäusebussards Buteo buteo (L.). *Zool. Listy*, 10: 331-344.
- SMEENK, C. (1972). Ökologische Vergleiche zwischen Waldkauz, Strix aluco und Waldohreule, Asio otus. *Ardea*, 60: 1-71.
- SOKAL, R.R. y ROHLF, F.J. (1979). *Biometría*. H. Blume Ediciones; Madrid.
- SOUTHERN, H.N. (1969). Prey taken by Tawny Owls during the breeding season. *Ibis*, 111: 293-299.
- STENGER, J. (1958). Food habits and available food of ovenbirds in relation to territory size. *Auk*, 75: 335-346.
- SUETENS, W. y van GROENENDAEL, P. (1971). Notes sur l'écologie de l'Aigle de Bonelli (Hieraëtus fasciatus) et de l'Aigle Botté (Hieraëtus pennatus) en Espagne meridionale. *Ardeola*, 15: 19-29.
- THIOLLAY, J.M. (1967). Ecologie d'une population de rapaces diurnes en Lorraine. *Terre et Vie*, 21: 116-183.

- THIOLLAY, J.M. (1975a). Les rapaces d'une zone de contact savane-forêt en Côte-d'Ivoire: présentation du peuplement. *Alauda*, 43: 75-102..
- THIOLLAY, J.M. (1975b). Les rapaces d'une zone de contact savane-forêt en Côte-d'Ivoire: densité, dynamique et structure du peuplement. *Alauda*, 43: 387-416.
- THIOLLAY, J.M. (1976). Les rapaces d'une zone de contact savane-forêt en Côte-d'Ivoire: modalités et succès de la reproduction. *Alauda*, 44: 275-300.
- THIOLLAY, J.M. (1977). Les rapaces d'une zone de contact savane-forêt en Côte-d'Ivoire: modes d'exploitation du milieu. *Alauda*, 45: 197-218.
- THIOLLAY, J.M. (1978). Les rapaces d'une zone de contact savane-forêt en Côte-d'Ivoire: spécialisations alimentaires. *Alauda*, 46: 147-170.
- THIOLLAY, J.M. (1980). Stratégies d'exploitation par les rapaces d'un écosystème herbacé néotropical. *Alauda*, 48: 221-253.
- THOMSON, A.L. (1950). Factors determining the breeding season of birds: an introductory review. *Ibis*, 92: 173-184.
- TINBERGEN, J.M. (1981). Foraging decisions in Starlings (*Sturnus vulgaris* L.). *Ardea*, 69: 1-67.
- TORRES ESQUIVIAS, J.A. (1981). Estructura, composición y dinámica temporal de una comunidad mediterránea de passeriformes en Sierra Morena Central. Tesis doctoral; Córdoba.
- TUBBS, C.R. (1967). Population study of Buzzards in the New Forest during 1962-66. *Br. Birds*, 60: 381-395.
- VALVERDE, J.A. (1960). La population d'Aigles Imperiaux (*Aquila heliaca adalberti*) des Marismas du Guadalquivir; son évolution depuis un siècle. *Alauda*, 28: 20-26.
- VALVERDE, J.A. (1967). Estructura de una comunidad mediterránea de

vertebrados terrestres. C.S.I.C.; Madrid.

- VANDERMEER, J.H. (1972). Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 107-132.
- VEIGA, J.P. (1980). Alimentación y relaciones tróficas entre la Lechuza Común (Tyto alba) y el Buho Chico (Asio otus) en la Sierra de Guadarrama (España). *Ardeola*, 25: 113-142.
- VEIGA, J.P. (1981). Variación anual de régimen alimenticio y densidad de población de dos estrigiformes: sus causas. Doñana A.V. (en prensa)
- WALTER DAVIES, P. y DAVIS, P.E. (1973). The ecology and conservation of the Red Kite in Wales. *Br. Birds*, 66: 183-270.
- WARD, P. y ZAHAVI, A. (1973). The importance of certain assemblages of birds as information centres for food finding. *Ibis*, 115: 517-534.
- WHITTAKER, R.H.; LEVIN, S.A. y ROOT, R.B. (1973). Niche, habitat and ecotope. *Amer. Natur.*, 107: 321-338.
- WIENS, J.A. (1976). Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 81-120.
- YOUNG, J.G. (1973). Social nesting and polygamy in Kestrels and Sparrowhawks. *Br. Birds*, 66: 32-33.
- ZAHAVI, A. (1971). The function of pre-roost gatherings and communal roost. *Ibis*, 113: 106-109.
- ZELENKA, G. y PRICAM, R. (1964). Variations d'effectifs des populations de petits mammifères revelees par le regime alimentaire d'un rapace nocturne. *Terre et Vie*, 18: 178-184.

# APENDICE 1

Relación de los elementos presa determinados para el conjunto de especies que integran la comunidad estudiada. En el grupo de las Aves, se expresa entre paréntesis el número de individuos cuya edad ha podido ser determinada con alguna aproximación: p. Pollo; j. Joven; a. Adulto; np. No pollo (joven o adulto). No se han incluido los restos pertenecientes a reses domésticas.

	Mm	Mm'	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn	Ta	Ao	An	Sa
Julidae	1									1	1	
Odonata	10	9	3	27			753	72		1		
Gryllotalpidae	7	110	1	6			2179	673	2	48	14	1
Gryllidae	3	3					93			5	8	
Tettigoniidae	3	6		4			148	1	1			
Acridae									4	7		
Orthoptera ind.	1	1					38					
Mantodea							38					
Formicidae								2	1	1		
Otros Hymenoptera								1	1		4	
Carabidae		2	1	1			54	3		4	60	
Dytiscidae		2						1				
Silphidae		41									1	
Staphylinidae		1									6	
Lucanidae			1								1	
Scarabaeidae	5	4					66	13		38	19	42
Melolonthinae	24	19					152	29				
Scarabaeidae (larvae)							8	1				
Meloidae	1											
Tenebrionidae	3						18					1
Curculionidae											30	

250

APENDICE 1 (Cont.)

	Mm	Mm'	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn	Ta	Ao	An	Sa
Coleoptera ind.								12	8	12		
Forficulidae									1	2	175	11
Insecta ind.		1					2		3	2	4	
Total Artrópodos	58	198	7	38	0	0	3549	809	21	121	322	55
Rutillus/Chondrostoma		1										
Total Peces	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Discoglossus pictus									2			
Pelobates cultripes		5		1								1
Bufo bufo		2		1								
Bufo sp.				1								
Rana ridibunda							1					
Total Anfibios	0	7	0	3	0	0	1	0	2	0	0	1
Psammodromus algirus				4								
" hispanicus							2					
" sp.								8				
Lacerta lepida	22	19	4	34	3	44	40					251
" schreiberi							28					
" sp.				2			14					
Lacerta/Psammodromus							36					
Podarcis muralis							1					
" hispanica							2					
" m/h							6					
Lacertidae ind.	1	2		1				3				
Chalcides chalcides							3	7				



APPENDICE 1 (Cont.)

	Mm	Mm'	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn	Ta	Ao	An	Sa
<i>Natrix maura</i>				1								
" sp.		1		9								
Colubridae ind.	1	1		3	1							
Total Reptiles	24	23	4	54	4	44	132	18	0	0	0	0
<i>Anas</i> sp.		2										
<i>Milvus migrans</i>	2(2p)											
<i>Falco tinnunculus</i>	1		1(np)	1(a)	3(1j, 1a)	2(1p)	4(p)					
<i>Alectoris rufa</i>						2	7(1j)					
<i>Coturnix coturnix</i>						1						
Phasianidae ind.						1						
<i>Otis tetrax</i>		2(1j)			5	1						
<i>Burhinus oedichenemus</i>	1	2			2	1						
<i>Columba palumbus</i>		1		1(p)		1(p)						
" livia		1(np)	1	2								
" sp.	1	1		5		3						
<i>Cuculus canorus</i>		1(p)	4(inp)									
<i>Asio otus</i>	1(p)	1										
<i>Apus apus</i>						1						
<i>Coracias garrulus</i>					1							
<i>Upupa epops</i>	2					7(3np)						
<i>Picus viridis</i>			7(inp)			1						
Picidae ind.	1		1									
Alaudidae ind.		1		2		1						
<i>Phylloscopus</i> sp.							6					
<i>Oenanthe</i> sp.							2					
<i>Cyanosylvia svecica</i>							1					
<i>Turdus merula</i>			2	1	1(a)							

APENDICE 1 (Cont.)

	Mm	Mm'	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fu	Ta	Ao	An	Sa
<i>Turdus viscivorus</i>							1					
" sp.						1						
<i>Parus major</i>		1										1
" sp.				1(a)								
<i>Emberiza hortulana</i>							1					
<i>Acanthis cannabina</i>												
<i>Sturnus unicolor</i>	8(2p,4j,2a)	9(1p,2j,2a)	22(12j,1a)	2	3(2j)	28(12j,1a)	7(j)	1(a)				
<i>Garrulus glandarius</i>			5(1np)									
<i>Cyanopica cyanus</i>				1								253
<i>Pica pica</i>	4(1p,1np)	6(1np)	9(3p)	1(np)	11(3p,1a,1np)	9(5p,1j)	1					
<i>Corvus monedula</i>	5(1p,2a)	4(1p)	1	1(p)	8(2p,1a)	4(2p,1np)						
" corone	3(2a,1np)	1	3(np)	1	1	1(np)						
" sp.		1										
<i>Corvidae ind.</i>	1	3	6		1							
<i>Passeriformes ind.</i>		2					22	1				
<i>Aves ind.</i>	1	9	14	7	2	10	7					3
<i>Gallus gallus</i>	4											
Total Aves	35	47	77	19	45	74	60	2	7	(1)	(1)	4

APPENDICE 1 (Cont.)

	Mm	Mm'	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn	Ta	Ao	An	Sa
Erinaceus europaeus		3										
Sorex sp.									2	1		
Neomys anomalus									7			
Suncus etruscus												1
Crocidura russula	5	6		10	1	1	19		615	1040	1	
Talpa sp.		23				2	6		1	2		
Myotis blythii										1		
Pipistrellus sp.									1			
Oryctolagus cuniculus	3	15	8	13	16	65	1					7
Lepus granatensis		2	1	2	24	2						
Lagomorpha ind.	1	1	3		3	1						
Sciurus vulgaris			4									
Ellemys quercinus									3	8		1
Arvicola sapidus	3	2		9	1	8						
Pitymys lusitanicus		2							561	1946		
" duodecimcostatus									108	1079	9	
" sp.	1	3		1				2	122	337		
Microtus arvalis		2		1			44		633	1337	8	
" nivalis										1		
Microtinae ind.		3		3			16	8	28	107		
Apodemus sylvaticus							4		233	400		18
Mus musculus									114	54		
Rattus rattus									1			
" sp.				1								
Murinae ind.												
Rodentia ind.		1		4			10	3				1
Mustela nivalis						3	1					

256

APENDICE 1 (Cont.)

	Mm	Mm'	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn	Ta	Ao	An	Sa
Carnivora ind.	1											
Mammalia ind.				1		2	10	2				
Total Mamíferos	14	63	16	45	45	84	195	15	2429	6342	18	28
Total elementos-presa	131	349	104	159	94	202	3937	844	2459	6747	340	88

255

(1) Para una información detallada de las especies y grupos de aves capturados véase Veiga (1980)

APENDICE 2

Valores medios y desviaciones típicas de los parámetros anatómicos considerados en el estudio del crecimiento de los pollos de Falco tinnunculus. Las medidas del tarso, culmen, 3ª primaria y cola se expresan en milímetros y las del peso en gramos. Entre paréntesis, número de muestra para el peso.

Edad en días		1-2	3-4	5-6	7-8	9-10	11-12	13-14	15-16	17-18	19-20	21-22	23-24	25-26	27-28	29-30	31-32
tar.	$\bar{X}$ =	16.6	21.9	27.9	33.2	36.5	38.6	44.0	44.9	45.4	47.7	46.7	46.6	47.3	46.6	47.1	
	dt=	1.35	0.60	1.87	2.37	2.02	1.83	2.37	2.13	0.97	0.67	3.20	0.88	0.75	2.48	0.66	
cul.	$\bar{X}$ =	6.9	8.1	9.0	9.5	10.7	10.9	11.4	11.7	11.8	12.3	12.3	12.6	12.7	12.7	13.2	
	dt=	0.27	0.11	0.36	0.62	0.34	0.44	0.54	0.50	0.71	0.25	0.68	0.61	0.23	0.47	0.60	
3ª p.	$\bar{X}$ =	-	-	-	4.7	8.8	14.6	29.5	37.6	51.3	73.3	75.6	91.3	110.5	109.8	146.6	
	dt=	-	-	-	1.48	2.16	3.93	4.25	2.29	6.22	2.49	4.85	6.78	3.31	4.22	6.42	
col.	$\bar{X}$ =	-	-	-	-	3.7	8.5	22.6	27.0	40.2	55.8	57.8	73.3	88.2	85.3	116.6	
	dt=	-	-	-	-	2.59	2.58	3.94	4.42	5.44	2.01	8.42	4.99	3.09	8.78	1.52	
peso	$\bar{X}$ =	18.4	33.6	59.9	86.0	112.0	131.5	154.5	165.8	178.0	198.2	176.2	185.8	211.5	207.6	215.6	
	dt=	1.69	8.73	5.19	7.87	8.83	15.24	16.21	25.37	9.83	23.04	10.34	20.61	9.94	17.03	9.29	
n		11	3	12	4	4	6	9	5	7	4	4	5(6)	4	5	3	

### APENDICE 3

**Matrices de superposición en las diferentes dimensiones y subdimensiones del nicho ecológico consideradas.**

### Distribución altitudinal

	Mm	Mm'	Cg	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn
Mm	1								
Mm'	.980	1							
Cg	.723	.696	1						
Ag	.975	.994	.619	1					
Bb	.817	.796	.981	.731	1				
Ah	.948	.906	.818	.882	.886	1			
Hp	.671	.666	.986	.584	.963	.780	1		
Ft	.951	.987	.828	.956	.899	.910	.818	1	
Fn	.698	.568	.828	.523	.821	.803	.747	.596	1

### Hábitat de nidificación

[illegible]

## APENDICE 3 (Cont.)

## Hábitat de caza

	Mm	Mm'	Cg	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn
Mm	1								
Mm'	.857	1							
Cg	.298	.687	1						
Ag	.117	.241	.540	1					
Bb	.296	.540	.729	.856	1				
Ah	.672	.815	.582	.508	.768	1			
Hp	.298	.377	.515	.959	.833	.656	1		
Ft	.643	.904	.672	.120	.465	.702	.206	1	
Fn	.845	.641	.075	.000	.091	.603	.213	.458	1

## Matriz espacial global

	Mm	Mm'	Cg	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn
Mm	1								
Mm'	.796	1							
Cg	.291	.682	1						
Ag	.050	.152	.514	1					
Bb	.160	.363	.696	.751	1				
Ah	.508	.690	.577	.508	.731	1			
Hp	.253	.359	.507	.562	.603	.550	1		
Ft	.346	.441	.569	.009	.146	.436	.065	1	
Fn	.319	.190	.058	.000	.017	.358	.023	.088	1

## Técnica de caza

	Mm	Mm'	Cg	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn
Mm	1								
Mm'	.829	1							
Cg	.375	.661	1						
Ag	.206	.369	.714	1					
Bb	.431	.713	.902	.827	1				
Ah	.182	.462	.876	.605	.773	1			
Hp	.278	.586	.898	.620	.891	.933	1		
Ft	.680	.728	.463	.564	.556	.278	.256	1	
Fn	.579	.273	.195	.480	.323	.058	.049	.637	1

## APENDICE 3 (Cont.)

## Alimento

	Mm	Mm'	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn
Mm	1							
Mm'	.722	1						
Ag	.700	.589	1					
Bb	.727	.557	.368	1				
Ah	.408	.681	.511	.283	1			
Hp	.545	.409	.337	.919	.205	1		
Ft	.089	.158	.099	.138	.011	.078	1	
Fn	.026	.053	.022	.029	.001	.016	.709	1

## Matriz multidimensional global

	Mm	Mm'	Ag	Bb	Ah	Hp	Ft	Fn
Mm	1							
Mm'	.586	1						
Ag	.089	.153	1					
Bb	.214	.299	.290	1				
Ah	.140	.392	.284	.212	1			
Hp	.144	.193	.199	.686	.152	1		
Ft	.045	.092	.028	.048	.003	.012	1	
Fn	.011	.012	.010	.044	.000	.000	.257	1

## Matriz trófica en la comunidad de estrigiformes

	Ta	Ao	An	Sa
Ta	1			
Ao	.969	1		
An	.841	.932	1	
Sa	.306	.323	.320	1



ARCHIVO